АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

4

АПРЕЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1971

УДК (018) 543.062.545+519.24/.27 : 581.524.44

Х. Х. Трасс

РАЗВИТИЕ КОЛИЧЕСТВЕННО-СТАТИСТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА [1]

H. H. TRASS. THE DEVELOPMENT OF A QUANTITATIVE APPROACH TO THE INVESTIGATION OF VEGETATION

В статье дается обзор истории применения количественно-статистических методов при изучении растительного покрова. Выделены шесть периодов: 1) XVIII столетие до 20—30-х годов XIX в., 2) 20—30-е годы XIX столетия—начало XX столетия, 3) первые годы настоящего столетия до 20-х годов, 4) с 20-х до конца 40-х годов, 5) с конца 40-х до конца 50-х годов, 6) современный. Успешное развитие геоботаники обеспечивается лишь при единстве применения всех основных «классов» методов (экспериментального, количественно-статистического, рекогносцировочно-маршрутного, стационарно-экологического, биогеофизического и др.). Необходимо улучшить подготовку молодых геоботаников, а также повысить квалификацию уже работающих исследователей в области биоматематики.

Растительный покров и один из узловых объектов его — растительное сообщество — являются очень сложными явлениями природы. Эта сложность проявляется в многомерности сообществ, в возможности бесконечной вариации всех его, при этом очень многих, признаков и их параметров (видового состава, меж- и внутривидовых коакций, структуры, взаимоотношений со средой и т. д.).

Естественно, что взгляд на растительный покров и фитоценоз, как на сложное многомерное кибернетическое, стохастическое. имеющее статистический эффект явление (Александрова, 1964; Фрей, 1967), развивался на различных этапах развития фитоценологии, весьма различно. Разница в теоретических трактовках растительного покрова ясно вырисовывается, если, например, сравнить господствующую теоретическую фитоценологию в начале 20-х годов с ее теорией растительных сообществ как целостных, сплоченных единиц («организмов») с современными течениями фитоценологии — с учением о континууме, с трактовкой растительного покрова с точки зрения биокибернетики, с процессами дифференциации и интеграции наук, с трактовкой растительного покрова и его подразделений с точки зрения системных уровней и т. д.

В настоящее время растительный покров и фитоценоз представляются нам несравнимо более разносторонне, в тысячах взаимосвязей, и в движении. Это обогащенное, более отвечающее реальности представление о растительном покрове достигнуто благодаря постоянному росту методического арсенала фитоценологии, географическому расширению фитоценологических исследований, скоплению огромного количества аналитического материала, росту числа исследователей растительного покрова, благодаря новым подходам в теоретическом осмыслении фактического материала и т. д.

В настоящее время мы можем говорить уже о целых «классах» методов геоботанического изучения растительного покрова. К обычному и несомненно поверхностному, но все же и в наши дни не потерявшему свое

[1] Текст доклада на II Всесоюзном совещании «Применение количественных методов при изучении структуры растит[redacted] апреля 1969 г.

значение рекогносцировочному исследованию растительных сообществ методом простого описания их видового состава, структуры (ярусности) и экотопа, прибавились стационарно-экологические, экспериментальные, биогеофизические, количественно-статистические и другие методы исследования. Последний, количественно-статистический, «класс» методов сыграл несомненно очень большую роль в достижении уровня современных фитоценологии, экологии и геоботаники. Перед этими методами стоят огромные задачи и в дальнейшем развитии учения о растительном покрове.

Наблюдая за развитием и применением количественно-статистических методов в геоботанике, можно увидеть, что в этом процессе есть несколько переломных точек, исходя из которых можно провести и периодизацию количественно-статистического подхода в геоботанике.

Первый период — это почти что свободный от количественности период геоботаники, когда геоботаника как самостоятельная наука уже зарождалась, когда были опознаны некоторые ее проблемы и объекты, но описание растительности проводилось чисто физиономо-морфологическим методом (XVIII столетие до 20—30-х годов XIX в.).

Рождение геоботаники, науки о растительном покрове Земли и важнейшего ее раздела — фитоценологии, науки о растительных сообществах — сложный, длившийся много столетий процесс. Первые элементы геоботаники появились уже в Древней Греции, например у Феофраста, в виде сравнения растительности различных местностей, стран, областей, т. е. уже в те времена возникли элементы ботанической географии, одного из разделов геоботаники (Трасс, 1964). В дальнейшем элементарный геоботанический материал появлялся в работах ученых XVI—XVIII вв., изучавших вертикальную поясность высокогорий (Рэй, Геснер, Турнефор, Халлер, Соссюр, Жиро-Сулави, Рамо и др.). Следующим шагом в развитии геоботаники было выделение учеными типов местообитаний, таких, как например «stationes plantarum» Линнея, «Standorte» Мейена и др. Было обращено внимание на тот факт, что в различных условиях среды повторяются определенные виды растений. Отсюда уже следующим шагом было признание существования в природе определенных, закономерно повторяющихся комбинаций растений. Появляются элементы учения о растительных сообществах.

Второй период характеризуется применением простых шкал обилия и покрытия для обозначения значимости (количества) отдельных видов в растительности, без какой-либо более серьезной и обоснованной обработки или сводки этих данных (20—30-е годы XIX столетия—начало XX столетия). Так, например, Хеэр (Heer, 1835), Лоренц (Lorenz, 1858), Сендтнер (Sendtner, 1854), Пост (Post, 1862) и другие уже применили количественные шкалы численности, обилия, плотности покрытия и других показателей относительно отдельных видов и целых ярусов. Сендтнер выработал две шкалы — «Dichtigkeitsskala der Verbreitungsweise» и «Dichtigkeit des Vorkommens» (обе 5-балльные), Пост применил 6-балльную шкалу обилия, Норрлин (Norrlin, 1870) — 10-балльную шкалу обилия и 9-балльную шкалу встречаемости, Хульт (Hult, 1881) — вначале 12-, затем 5-балльную шкалу обилия и покрытия и т. д.

Третий период начался работами Каяндера (Cajander, 1903, 1905, 1909; 1904а, 1904б, 1909, 1913) и Жакара (Jaccard, 1901, 1902, 1914). Были выработаны методы табеллярной сводки описаний растительности и вычисления индексов сходства флористического состава отдельных участков (первые годы настоящего столетия до 20-х годов). Большое влияние на развитие геоботаники имели работы Раункиера (Raunkiaer, 1908, 1909, 1914, 1916, 1918) по проблемам участков, квадратов анализа (описания), их количества и величины, фреквентности и константности видов. В этом периоде была осознана полезность и необходимость количественного подхода в изучении растительности. Был поднят вопрос о минимально достоверном количестве описаний для познания закономерностей состава и строения растительных сообществ.

В России в этот период интенсивно расширялись геоботанические исследования (экспедиции Переселенческого управления, издание нескольких программ исследования растительности вместе с изложением общей методики, начало исследовательской деятельности В. Н. Сукачева, В. В. Алехина, Л. Г. Раменского и др.), но при этом без особого интереса и внимания к количественным методам.

Четвертый период (с 20-х до конца 40-х годов) характеризуется резким подъемом интереса исследователей к вопросам обработки сводных таблиц описаний, вычислению различных индексов сходства сообществ. Особенно популярным стал индекс Кульчинского (Kulczynski, 1928), а позже многие видоизменения этого индекса.

Очень активно работает Уппсальская школа во главе с Дю Риэ (Du Rietz и др., 1918, 1920; Du Rietz, 1921), где вырабатываются «законы» константности, миними-ареала и пр. Но вместе с тем так называемый социационно-аналитический метод Уппсальской школы, который в 20-х годах дал много для познания детальной структуры некоторых лесотундровых, тундровых, лесных и болотных фитоценозов, уже вскоре начинает тормозить творческое развитие скандинавской геоботаники; явный формализм, удаление от экологии и однобокость методики обеднили многие работы скандинавских авторов настолько, что уже в 40-х годах Уппсальская школа утратила свою лидирующую роль в геоботанике.

В Советском Союзе в этот период также уделяется сравнительно много внимания количественным показателям растительности. Появляются оригинальные работы по изучению распределения видов и встречаемости в пределах сообщества (Шенников, Баратынская, 1923; Беклемишев, Игошина, 1928; Ильинский, Посельская, 1929), сопряженности видов (Уранов, 1935), осваиваются методы Жакара (Жадовский, 1925) и Раункиера (Поплавская, 1929; Флеров и др., 1936), анализируются проблемы константности видов, миними-ареала и площади выявления (Уранов, 1925; Носкова, 1928а, б; Коновалов, 1935; Курлюшкин, Петров, 1938; Шалыт, 1939), рассматриваются общие методы анализа растительности, особенно ее количественные показатели (Коновалов, Поварницын, 1927; Кондратьева, 1935; Уранов, 1936; многие общеизвестные руководства В. В. Алехина, В. Н. Сукачева и др.).

В начале 20-х годов появились статьи А. А. Еленкина (1921) и А. П. Ильинского (1921), в которых делалась попытка сформулировать закон подвижного равновесия в сообществах. Взгляды этих ученых подверглись критике (см., например, Шенников, 1937) за явный механицизм в подходах к объяснению существа сообществ, а также за увлечение формулами. Оставляя в стороне их философские размышления (особенно А. А. Еленкина; впрочем, он сам позже критически проанализировал свои взгляды, см. Еленкин, 1939), следует все же положительно оценить понимание ими важности количественного подхода к изучению растительных сообществ. Так, Ильинский (1921 : 156) пишет: «Система будет равновесной, если между элементами ее сохраняется определенное отношение; всякое отклонение в ту или иную сторону приводит к появлению процесса, восстанавливающего прежнее положение. Раз говорится об отношениях, необходимы измерения, может быть грубые, на глаз, но все-таки измерения, так как отношения можно находить только между величинами. В сообществах мы можем характеризовать количественно: флористическое богатство, встречаемость отдельных компонентов, массу как всего сообщества, так и отдельных видов или групп их, входящих в его состав, пестроту растительного покрова, т. е. количество видов, приходящихся в среднем на произвольно выбранную единицу поверхности, родовой коэффициент, энергию плодоношения или соотношения между количеством (встречаемостью) фертильных и стерильных побегов и, наконец, можно так или иначе характеризовать степень изменчивости систематического состава сообщества...».

Большие заслуги в деле внедрения количественных методов в геботанику, в выработке точных измерительных методов для изучения расти-

тельного покрова имеет выдающийся русский и советский эколог и геоботаник Л. Г. Раменский. Методически его исследования находились в 20—30-х годах на более высоком уровне по сравнению с работами большинства других геоботаников. Выработанный им комплекс исследовательских методов, шкал и пр. остается до сего времени не до конца оцененным, некоторые из них несомненно заслуживают более широкого внедрения в практику геоботанических исследований. Л. Г. Раменский всегда с начала своей исследовательской деятельности ратовал за объективизацию геоботаники. Путь к этому он видел в применении точных, количественно-статистических методов исследования (Раменский, 1938, 1952 и др.).

В конце этого периода (вторая половина 30-х—начало 40-х годов) можно заметить известное снижение интереса исследователей к статистическим методам. Критикуются работы, в которых применяются математические формулы, пользующихся ими винят в формализме и т. д. Причин такой реакции несколько: бесперспективность некоторых направлений статистического изучения растительности (особенно в Уппсальской школе), сильное влияние на геоботанику школы Цюрих-Монпелье, в которой очень мало внимания уделялось более подробной статистической обработке материала, отрицательное отношение к сторонникам (немногим в те времена) непрерывности растительности, требующим объективизации методики путем более широкого внедрения статистики в исследования и т. д. Может быть здесь сказывалась и общая тенденция развития геоботаники в те десятилетия — стремление окончательно доказать самостоятельность геоботаники, отделиться от других наук, выработать свой специфичный комплекс методики исследования.

Пятый период характеризуется вспышкой интереса многих исследователей к *ординации* растительности. Отчасти уже даже забытые идеи Раменского и Глизона оказались опять в центре внимания исследователей, особенно американских, а затем и европейских (обзоры см.: Goodall, 1963; Василевич, 1966; Трасс, 1966; Александрова, 1966; Cottam, McIntosh, 1966). Результатом работ, появившихся в течение этого периода (с 40-х до конца 50-х годов), была выработка теории континуума и многих индексов для характеристики эколого-фитоценотических взаимоотношений видов, сообществ и среды.

В советской геоботанической литературе в этот период еще не наблюдается повышения интереса к новым и более точным количественно-статистическим методам. Наоборот, в высказываниях некоторых геоботаников, критиковавших формальное и механистическое применение математических методов обработки геоботанических данных в работах американских исследователей, проявлялась тенденция опорочивающего отношения к таким методам (Ниценко, 1952).

Шестой, современый, период начался в конце 50-х годов. Условно можно считать его началом появление книги Грейг-Смита (Greig-Smith, 1957), где впервые делается попытка обобщить все математические методы анализа растительности и тем самым заложить начало синтетическому биоматематическому анализу растительности. Резко возрастает число биоматематических работ в геоботанике. На вооружение геоботаников приходят перфокарты, электронно-вычислительные машины, методы биокибернетики, геометрического моделирования. Растительность изучается как многомерное явление, вместо двухмерных графиков и моделей отражения коакций появляются многомерные. Все больше появляется работ сравнительного и обобщающего характера (Dagnélie, 1960; Gounot, 1961; Ovington, 1962; Lambert a. Williams, 1962, 1966; Whittaker, 1962, 1967; Goodall, 1963; Greig-Smith, 1964; Kershaw, 1964; Lambert a. Dale, 1964; Groenewoud, 1965; Orloci, 1966; McIntosh, 1967, и др.).

Все больше возрастает в последние годы интерес к математическим методам в геоботанике и в Советском Союзе. Не пытаясь здесь дать какого-либо полного обзора проблем, которые в настоящее время разрешаются в геоботанике математическими методами, укажем лишь, что наибольший интерес в этом отношении представляют, очевидно, работы

А. А. Уранова (1960, 1966, 1968), В. И. Василевича (1960, 1961, 1962, 1963а, 1963б, 1965, 1968, 1969), Т. Фрея (1966, 1968; Frey, 1965, 1967) и некоторых других (Ипатов, 1962а, 1962б, 1964; Быков, 1966; Ипатов и др., 1966, 1967; Миркин 1970, и др.).

Теперь о некоторых частностях. Различные трактовки вызывает в геоботанике вопрос о месте и значении количественных, статистических, биоматематических методов при изучении растительного покрова. Возьмем один частный вопрос: существует ли в геоботанике (в фитоценологии, экологии) особое направление, именуемое количественной (статистической, математической) фитоценологией (экологией)? Исходя из принципа классификации наук на основе объектов и проблем (а не методов), выдвижение статистической фитоценологии (как, впрочем, и экспериментальной фитоценологии) в ранг самостоятельного направления не оправдывается. Геоботаника и фитоценология обеспечат свое дальнейшее развитие лишь в случае объединения различных методов исследования, а не при противопоставлении их. По вопросу об экспериментальном методе в геоботанике В. Г. Карпов (1968: 124) высказался, по нашему мнению, очень правильно: «Совершенно ошибочно противопоставлять его (т. е. экспериментальный метод, — *X. Т.*) другим методам познания растительного покрова... Полная схема изучения растительного покрова должна строиться на принципе взаимной дополняемости и комплексном использовании различных приемов изучения растительных сообществ. В единстве основных методов изучения растительных сообществ скрыты огромные потенциальные возможности, которые к сожалению, все еще нами слабо используются по той причине, что среди геоботаников существует опасная, на мой взгляд, теория универсализации и противопоставления друг другу различных методов изучения растительного покрова».

Как экспериментальный, так и статистический подход — это не взаимоисключающие, а дополняющие друг друга подходы в процессе установления закономерностей происхождения, развития, состава, структуры, каузальных связей и энергетики фитоценозов.

Нередко в нашей науке говорят об увлечении математикой, о чрезмерной математизации биологии, о том, что в работах по применению математических методов при изучении растительного покрова теряется само растение, живой биологический объект, и заменяется сложными математическими манипуляциями, ничего не дающими геоботанике. Так ли это? Может быть, такие единичные случаи и имеют место. Но дело не в единичных работах такого рода. Важно понять, во-первых, целеустремленность количественно-статистических методов в геоботанике, их возможности и задачи, и, во-вторых, учесть неподготовленность широкой массы геоботаников к восприятию, просто даже пониманию, и применению этих методов. Не секрет, что многие геоботаники отклоняют математические методы просто потому, что они не имеют нужной квалификации в этом отношении. Такое положение заставляет очень серьезно подумать о состоянии подготовки молодых геоботаников, а также о повышении квалификации в области биоматематики уже работающих исследователей.

Конечно, немало сложных проблем стоит и перед самой биоматематикой. Дело в том, что биоматематика, как комплекс методов, применяемых в различных областях биологии, все же базируется на классической математике, на методах, теориях, формулах и индексах, уже существующих в математике и статистике. Но растительный покров, сложнейшее явление, очевидно, требует математического подхода, отличного от обычных, широко применяемых методов вычисления, т. е. необходима выработка особого, биолого-математического комплекса методов, специфичных для изучения растительного покрова (именуемых Т. Фреем биоценометрией, Frey, 1969).

Что же касается пропажи биологии в чаще математических манипуляций, то надо заметить, что, например, такого рода явление, как десять страниц формул и два латинских названия растений, совсем не означает еще утраты биологической сути исследования. «Биологичность» биома-

тематики не зависит от количества анализируемых объектов. Вспомним, что, например, многие работы по вскрытию закономерностей структуры ценопопуляций, мозаичности (pattern) и др. базируются на биоматематическом анализе немногочисленных объектов.

И, наконец, отметим, что количественно-статистический подход в геоботанике дал нашей науке немало важнейших теоретических положений, подкрепленных объективной статистической обработкой массового материала. Благодаря этим методам была разработана теория континуума, были установлены законы сопряженности видов, были объективными методами установлены и подкреплены единицы растительности, была также показана несостоятельность формального принципа доминантов при выделении единиц и т. д.

Сегодня мы можем радоваться тому, что в нашей стране с каждым годом возрастает интерес геоботаников к количественным, биоматематическим, статистическим методам. У нас возникли крупные центры геоботанических исследований, в науку пришли оригинально мыслящие молодые исследователи, и это дает нам уверенность надеяться, что советская геоботаника переживает в настоящее время хотя и несколько мучительную, но заключающую в себе залог новых достижений, многообещающую фазу своего развития. Отходят в прошлое некоторые устаревшие представления, но в то же время создаются новые и при этом на более прочной и объективной основе.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1964). О возможности применения идей и методов кибернетики в лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — Александрова В. Д. (1966). О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове. В сб.: Философские проблемы современной биологии. — Беклемишев В. Н., К. Н. Игошина. (1928). О статистическом характере распределения индивидов разного порядка внутри сообщества. Тр. Н.-иссл. биол. инст. и биол. ст. Пермск. унив., 1, 2—3. — Быков Б. А. (1966). К использованию метода промеров для определения размещения и обилия растений. Бот. журн., 51, 7. — Василевич В. И. (1960). О применении статистических методов для характеристики ассоциаций растительности. Вестн. ЛГУ, 9. — Василевич В. И. (1961). Сопряженность между видами и структура фитоценоза. ДАН СССР, 139, 4. — Василевич В. И. (1962). О количественной мере сходства между фитоценозами. Проблемы ботаники, 6. — Василевич В. И. (1963а). Статистический подход к растительной ассоциации. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 15. — Василевич В. И. (1963б). Использование парциальных сопряженностей для анализа структуры фитоценоза. ДАН СССР, 48, 1. — Василевич В. И. (1965). Обзор работ по использованию межвидовых корреляций для классификации растительности. Бот. журн., 50, 1. — Василевич В. И. (1966). Учение о непрерывности растительного покрова. Тр. МОИП, 27. (Естественные кормовые угодья СССР). — Василевич В. И. (1968). Место математических методов в решении некоторых проблем геоботаники. В сб.: Основные проблемы современной геоботаники. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Еленкин А. А. (1921). Закон подвижного равновесия в сообществах растений. Изв. Главн. бот. сада, 20, 1. — Еленкин А. А. (1939). Несостоятельность «закона» подвижного равновесия и теории эквивалентогенеза. Сов. бот., 6—7. — Жадовский А. Е. (1925). Метод Жаккара в изучении растительных сообществ. В кн.: Алехин и др. Методика геоботанических исследований. — Ильинский А. П. (1921). Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений. Изв. Главн. бот. сада, 20, 2. — Ильинский А. П., М. Я. Посельская. (1929). К вопросу об ассоциированности растений. Тр. прикл. бот., генет. и селекц., 20. — Ипатов В. С. (1962а). Сравнение методов определения роли вида в структуре травяного покрова дубового леса. Бот. журн., 47, 3. — Ипатов В. С. (1962б). О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений. Бот. журн., 47, 7. — Ипатов В. С. (1964). Об оценке данных при проективном учете. Бот. журн., 49, 3. — Ипатов В. С., Л. А. Кирикова, Т. Н. Линдеман. (1966). Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова. Бот. журн., 51, 8. — Ипатов В. С., Т. Н. Тархова, С. Г. Заверюха. (1967). Изменчивость среды в пределах микрогруппировок и некоторые требования ее учета. Вестн. Ленингр. унив., биол., 1. — Карпов В. Г. (1968). Современные достижения и перспективы развития каузальной фитоценологии в Советском Союзе. В сб.: Основные проблемы современной геоботаники. — Кондратьев Е. А. (1935). К методике количественного учета сорно-полевой растительности. Сов. бот., 1. — Коновалов Н. А. (1935). О площади выявления некоторых дубовых ассоциаций. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 64, 2. — Коновалов Н. А.,

В. А. Поварницын. (1927). К методике статистико-фитосоциологического анализа лесных ассоциаций. Изв. Лесного инст., 35. — Курлюшкин М. И., М. П. Петров. (1938). Выявление минимальной площади описания растительности сазаково-илачных пастбищ пустыни Кара-Кумы. Сов. бот., 3. — Миркин Б. М. (1970). Введение в количественные методы анализа растительности. — Ниценко А. А. (1952). Некоторые ошибочные направления современной англо-американской «динамической экологии». Бот. журн., 37, 3. — Носкова Т. А. (1928а). К вопросу о площади выявления (минимальном ареале) в лесных ассоциациях. Дневник Всесоюзн. съезда бот. — Носкова Т. К. (1928б). К вопросу о площади выявления в лесных ассоциациях. В сб.: Лес, его изучение и использование. — Поплавская Г. И. (1929). К методике заложения площадок Раункиера при изучении растительности. Журн. Русск. бот. общ., 3. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Раменский Л. Г. (1952). К методике изучения растительности и населяемой ею среды. Бот. журн., 37, 2. — Трасс Х. Х. (1964). Вопросы истории геоботаники. Тезисы докладов научной конфер., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова. — Трасс Х. Х. (1966). О дискретности и непрерывности растительного покрова (краткий обзор проблемы). Тр. МОИП, 27. (Естественные кормовые угодья СССР). — Уранов А. А. (1925). Материалы к фито-социологическому описанию заповедной степи в Пензенской губ. в связи с законом константности. Тр. по изуч. заповедников, 7. — Уранов А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительного ценоза. Уч. зап. Моск. пед. инст., I. — Уранов А. А. (1936). К методике обработки описаний растительного покрова. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст., II. — Уранов А. А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 65, 3. — Уранов А. А. (1966). Число видов и площадь. Тр. МОИП, 27. (Естественные кормовые угодья СССР). — Уранов А. А. (1968). К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе. В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Флеров А. В., Н. Н. Руковская, А. Н. Камилова. (1936). О применении площадок Раункиера при изучении естественного возобновления на сплошных лесосеках в еловых лесах. Сов. бот., 6. — Фрей Т. (1966). О некоторых аспектах фитоценологической значимости вида в фитоценозе. Бот. журн., 51, 8. — Фрей Т. (1967). О математико-фитоценологических методах классификации растительности. Автореф. диссерт. — Фрей Т. (1968). Некоторые математические и фитоценологические аспекты изучения характера размещения в фитоценозе. Уч. зап. Тартуск. унив., 211, Тр. по бот., 8. — Шалыт М. С. (1939). Законы константности и минимальный ареал в степях СССР (к критике метода «фитоценологической» школы). Сов. бот., 1. — Шенников А. П. (1937). Теоретическая геоботаника за последние 20 лет. Сов. бот., 5. — Шенников А. П., Е. П. Баратынская. (1923). Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ, I—III. Журн. Русск. бот. общ., 8. — Cajander A. K. (1903, 1905, 1909). Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Alluvionen des nördlichen Eurasiens, I—III. Acta Soc. Scient. Fenn., 32, 1; 33, 6; 37, 5. — Cajander A. K. (1904а). Studien über die Vegetation des Urwaldes am Lena-Fluss. Acta Soc. Scient. Fenn., 32. — Cajander A. K. (1904б). Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Hochgebirge zwischen Kittilä und Muonio. Fennica, 20, 9. — Cajander A. K. (1909). Ueber Waldtypen. Acta Forest. Fennica, 1. — Cajander A. K. (1913). Studien über die Moore Finnlands. Acta Forest. Fennica, 2, 1. — Cottam G., R. P. McIntosh. (1966). Vegetational continuum. Science, 152. — Dagnélie P. (1960). Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. Bull. Serv. Carte Phytogéogr., Sér. B, 5. — Du Rietz G. E. (1921). Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Du Rietz G. E., Th. C. E. Fries, T. Å. Tengwall. (1918). Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie. Svensk Bot. Tidskr., 12. — Du Rietz G. E., Th. C. E. Fries, H. Osvald, T. Å. Tengwall. (1920). Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Vetenskapl. och prakt. unders. i Lappland, anordn. av. Luossavaara—Kiirunavaara Aktiebolag. Flora och Fauna, 7. Meddel. f. Abisko Nat. Vet. Stat., 3. — Frey T. (1965). On the phytocoenological value of a species. Eesti NSV TA Toimetised, biol. seeria, 14, 1. — Frey T. (1967). The pattern field. Eesti NSV TA Toimetised, biol. seeria, 16, 1. — Frey T. (1969). Biocoenometrics: to be defined. XI Int. Bot. Congress, Abstracts. — Goodall D. W. (1963). The continuum and the individualistic association. Vegetatio, 11, 5—6. — Gounot M. (1961). Les méthodes d'inventaire de la végétation. Bull. Serv. Carte Phytogéogr., Ser. B, 6, 1. — Greig-Smith P. (1957). Quantitative plant ecology. — Greig-Smith P. (1964). Quantitative plant ecology. 2nd Ed. — Groenewoud H. van. (1965). Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forests by various biometric and other methods. Berichte d. Geobot. Inst. d. Eidg. Techn. Hochschule Stiftung Rübel, 36. — Heer O. (1835). Die Vegetationsverhältnisse des südöstlichen Teils des Kantons Glarus; ein Versuch, die pflanzengeographischen Erscheinungen der Alpen aus klimatologischen und Bodenverhältnissen abzuleiten. — Hult R. (1881). Försök till analytisk behandling of växtformationerne. Medd. Soc. F. Fl. Fenn., 8. — Jaccard P. (1901). Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et de Jura. Bull. de la Soc. Vaudoise des Sci. Nat., 36. — Jaccard P. (1902). Gesetze der Pflanzenverbreitung in der alpinen Region. Flora, 90. — Jaccard P. (1914). Étude comparative de la distribution florale dans quelques formations terrestres et aquatiques. Rev. gén. de bot., 25. — Kershaw K. A. (1964).

Quantitative and dynamic ecology. — K u l c z y n s k i S. (1928). Zespoly roslin u Pieninach. Bull. Int. Pol., Acad. Sci. Lett., Cl. Sci. Math. et Nat., B, Suppl. II. — L a m b e r t J. M. a. M. B. D a l e. (1964). The use of statistics in phytosociology. Adv. in Ecol. Res., 2. — L a m b e r t J. M. a. W. T. W i l l i a m s. (1962). Multivariate methods in plant ecology. IV. Nodal analysis. Journ. Ecol., 50. — L a m b e r t J. M. a. W. T. W i l l i a m s. (1966). Multivariate methods in plant ecology. VI. Comparison of information-analysis and association-analysis. Journ. Ecol., 54. — L o r e n z J. R. (1858). Allgemeine Resultate aus der Pflanzengeographischen und genetischen Untersuchung der Moore im praealpinen Hügelland Salzburgs. Flora, 16. — M c I n t o s h R. P. (1967). The continuum concept of vegetation. The Bot. Rev., 33, 2. — N o r r l i n J. P. (1870). Bidrag till Sydöstra Tavastlands Flora. Not. ur Sällsk. pro F. Fl. Fenn. Förhandl., 11. — O r l o c i L. (1966). Geometric models in ecology, I. The theory and application of some ordination methods. Journ. Ecol., 54. — O v i n g t o n J. D. (1962). Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. Adv. in Ecol. Res., 1. — P o s t H. (1862). Försök till en systematisk uppställing of vextställena i mellersta Sverige. — R a u n k i a e r C. (1908). Livsformernes statistik som grundlag for biologisk plantegeografi. Bot. Tidskr., 29. — R a u n k i a e r C. (1909). Formationsundersøgelse og formationsstatistik. Bot. Tidskr., 30. — R a u n k i a e r C. (1914). Measuring-apparatus for statistical investigations of plant-formations. Bot. Tidskr., 33. — R a u n k i a e r C. (1916). Om valensmethoden. Bot. Tidskr., 34. — R a u n k i a e r C. (1918). Recherches statistiques sur les formations végétales. — S e n d t n e r O. (1854). Die Vegetations-Verhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie und mit Bezugsnahme auf Landeskultur geschildert. — W h i t t a k e r R. H. (1962). Classification of natural communities. The Bot. Rev., 28, 1. — W h i t t a k e r R. H. (1967). Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 42, 2.

Тартуский государственный университет.

(Получено 12 II 1970).

SUMMARY

The paper presents a historical survey of the application of quantitative methods to plant ecology. According to the employment of different methods and their significance, the history of plant ecology is divided into six periods:

1) A period during which no quantitative methods were used (from the early 18th century to the twenties and thirties of the 19th century).

2) A period characterized by the use of the abundance and cover scales for the indication of the significance (participation) of different plant species in plant communities (from the twenties and the thirties of the 19th century to the beginning of the 20th century). The most significant publications during this period include the works of Heer, Lorenz, Sendtner, Post, Hult, and other authors.

3) The beginning of the third period (the first two decades of the 20th century) was marked by the publications by Cajander, Jaccard and Raunkiaer. The methods were developed for the presentation of the analyses of plant communities in a tabular form (summarizing tables), as well as those for the determination of frequency and constancy.

4) The fourth period (the twenties, thirties and forties of the 20th century). In the early twenties the investigators belonging to the Uppsala scool were particularly active (laws of constancy, minimi-area, etc.). Great attention was paid to the elaboration of different indices of the similarities of plant communities (Kulczynski, etc.).

5) The fifth period (from the late forties to the late fifties of the 20th century). During this period the interest of biologists was focussed on the problem of the ordination of plant communities, the doctrine of the continuum being elaborated.

6) The sixth period (from the late fifties up to the present time). The publication of the outstanding monograph by Greig-Smith might conventionally be regarded as the inception of this period, that is characterized by the synthetic biomathematical study of the vegetational cover; at the disposal of investigators there are punch-cards, electronic computers, methods of geometric modelling, etc. The vegetational cover is studied as a multivariate phenomenon.

УДК 581.9 : 581.526.53 (574.3)

З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская

ИНТЕРЕСНЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ТЕРРИТОРИИ СТЕПНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНО-КАЗАХСТАНСКОГО МЕЛКОСОПОЧНИКА

С 1 картой

Z. V. KARAMYSHEVA AND E. I. RACHKOVSKAYA. INTERESTING FLORISTIC FINDS WITHIN THE STEPPE REGIONS OF THE CENTRAL-KAZAKHSTAN «MELKOSOPOCHNIK» (PENEPLAIN)

В статье приводится список видов (27), не упомянутых для территории степной части мелкосопочника ни во «Флоре СССР», ни во «Флоре Казахстана». Характеризуется их распространение на территории мелкосопочника, приуроченность к определенным местообитаниям и роль в растительном покрове.

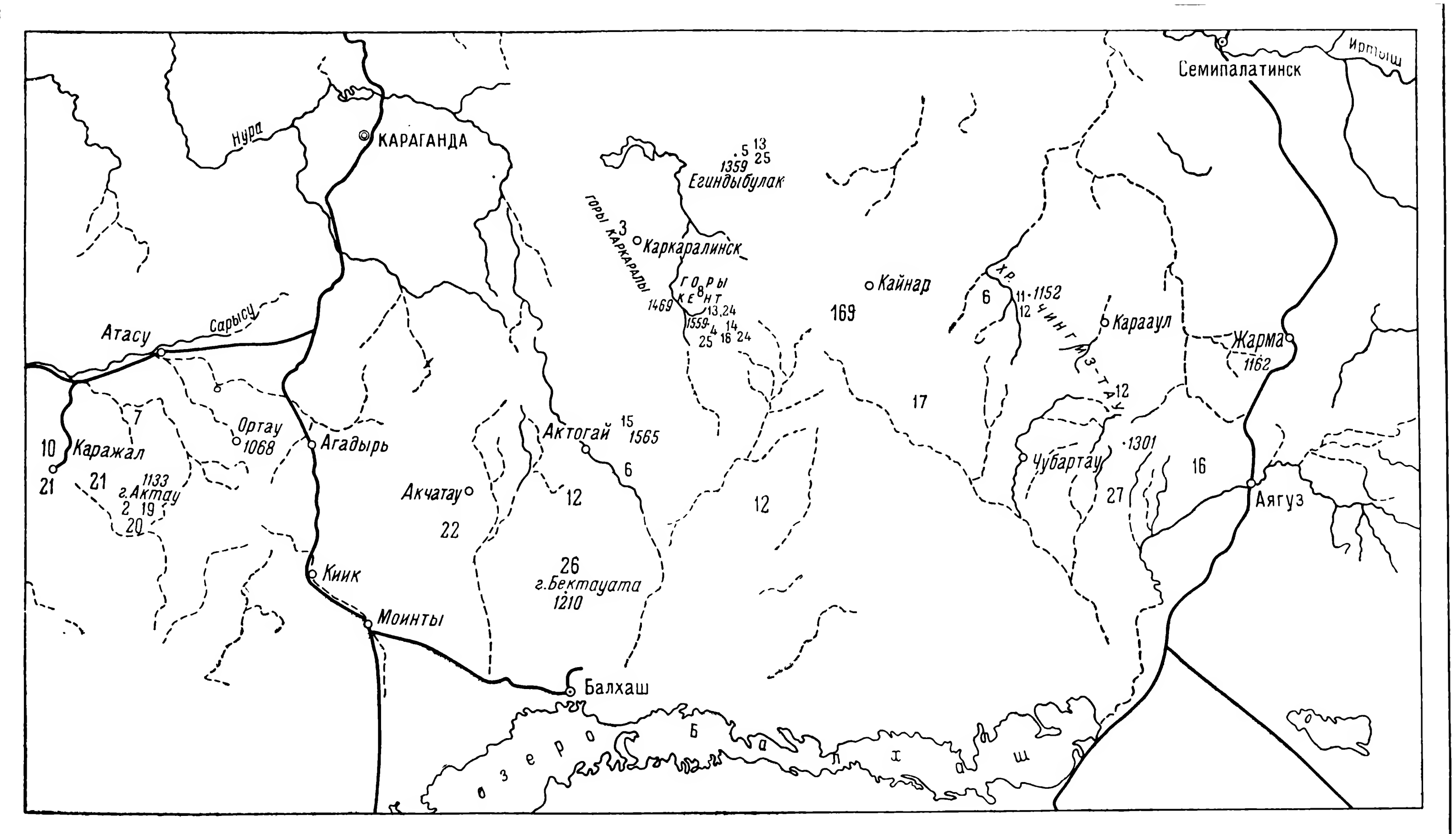
С 1957 г. на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника (ЦКМ) проводились работы по ботаникогеографическому районированию территории, классификации, изучению структуры и динамики растительного покрова (Карамышева и Рачковская, 1967). Во время маршрутных поездок и на стационарах были сделаны большие флористические сборы (свыше 10 000 гербарных листов), которые обработаны и переданы в Гербарий БИН АН СССР.[1] Среди собранных растений были обнаружены некоторые редкие виды, неизвестные ранее для территории ЦКМ.[2] Сборы позволили расширить представление о распространении 27 видов растений.

1. ***Woodsia alpina*** (Bolt.) S. F. Gray. Голарктический (точнее, северноголарктический) петрофитный вид, свойственный северным широтам Европы, Западной и Восточной Сибири и Северной Америки, встречающийся на скалах в гранитных и нефелиновых массивах («Флора СССР», 1934 : 23). В мелкосопочнике этот вид собран в горах Улькен-Сарымбет Семипалатинской области (в 45 км к ю.-з. от пос. Кайнар) в трещине скал на северном затененном склоне, 13 VIII 1965, № 3187. В этом же массиве были обнаружены еще некоторые редкие и интересные в ботаникогеографическом отношении растения — *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb., *Stipa sibirica* (L.) Lam., *Allium hymenorrhizum* Ledeb. и др.

2. ***Agropyron badamense*** Drob. Среднеазиатский эндемичный вид с очень ограниченным ареалом (только Западный Тянь-Шань и Памиро-Алай). На территории мелкосопочника мы обнаружили его в горах Актау и окружающих сниженных массивах мелкосопочника (Копальский

[1] Авторы выражают большую благодарность сотрудникам Отдела систематики и географии растений БИН АН СССР, просмотревшим материал по ряду родов: Т. В. Егоровой (р. *Carex*), Н. Н. Цвелеву (р. *Agropyron*), Р. В. Камелину (р. *Allium*), Л. А. Куприяновой (р. *Linaria*), Л. И. Иваниной (р. *Pedicularis*), А. Е. Боброву (р. *Woodsia*), В. М. Виноградовой (р. *Aulacospermum*).

[2] В этой статье упоминаются только те виды, которые не были указаны для территории ЦКМ ни во «Флоре СССР, ни во «Флоре Казахстана». Число видов, не упомянутых во «Флоре Казахстана» для нашей территории, достигает 100.



Флористические находки на территории степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника.

1—27 — местонахождения видов на территории мелкосопочника (нумерация соответствует перечню этих видов в тексте).

округ),[1] где он имеет довольно широкое распространение и доминирует в петрофитноразнотравно-злаковых сообществах на вершинах и верхних частях склонов сопок. Предпочитает карбонатные почвы и встречается на породах карбонатного ряда (метаморфизированные известняки, некоторые типы сланцев и т. д.).

Мы собрали этот вид дважды: 1) Карагандинская обл., южная оконечность гор Актау (в 80 км к ю.-ю.-в. от ж.-д. станции Жана-Арка), петрофитноразнотравное сообщество со злаками, 25 VI 1968, № 369; 2) Карагандинская обл., изолированная гряда сопок, сложенных метаморфизированными известняками в системе гор Актау, 30 IV 1957, № 277.

3. ***Carex angarae*** Steud. Севернопалеарктический вид. Распространен в бореальных районах Европы, Сибири, Дальнего Востока, севера Монголии. Отсутствует в субтропиках и аридных областях Средиземноморья, Европейской равнины, Казахстана, Средней и Центральной Азии («Флора СССР», 1935 : 270).

Нами обнаружено крайне южное, несомненно реликтовое местонахождение этого бореального мезофильного вида в ЦКМ: Карагандинская обл., Каркаралинские горы, долина р. Кендары. На мелкоземистых увлажняемых площадках среди скал, 6 VIII 1964, № 1026.

4. ***Carex capillaris*** L. Северноголарктический вид, распространенный только в бореальных областях Старого и Нового света («Флора СССР», 1935 : 428).

Нами найдена южная точка распространения этого вида во внутренней долине гор Кент, где он произрастает в условиях дополнительного увлажнения: Карагандинская обл., система гор Кент (в 70 км к ю.-в. от г. Каркаралинска), гора Кошубай, у высоты 1559 м, заболоченный лес по ручью, 19 VII 1968, № 846.

5. ***Carex humilis*** Leyss. Европейско-алтайский вид (по Е. М. Лавренко, 1970), распространен в Западной и Средней Европе, Малой Азии, на юге Европейской равнины (преимущественно в лесостепи), в Крыму и на Кавказе («Флора СССР», 1935 : 365). Оторванное от основного ареала местонахождение этого вида было ранее известно в горах Алтай.

При маршрутных работах в 1965 и 1966 гг. нам удалось наблюдать участие *C. humilis* в строении растительного покрова Калбинского хребта. Это характерное растение горных луговых степей в большом обилии произрастает также по северным склонам в нижнем ярусе кустарниковых сообществ, образованных *Spiraea trilobata* и видами р. *Cotoneaster*.

Изолированное реликтовое местонахождение *Carex humilis* обнаружено нами в ЦКМ в горах Ку. Карагандинская обл., горы Ку (близ пос. Егиндыбулак), долина р. Матак, осоковые (*Carex pediformis*) сообщества с луговостепным разнотравьем на вершине горы (около высоты 1359 м), 24 VII 1968, № 963.

Внутренняя часть долины р. Матак в горах Ку, где был обнаружен этот вид, характеризуется особым типом поясности растительного покрова, чрезвычайно сходным с Калбинскими горами. В этом массиве у подножий гор по внутренним межсопочным равнинам распространены луговые степи, которые выше по северным склонам сменяются зарослями кустарников (*Spiraea trilobata*, *Cotoneaster melanocarpa*, *C. uniflora*). Кустарниковые сообщества являются фрагментами кустарникового пояса, столь широко представленного в горах Восточного Казахстана.

Carex humilis была нами найдена выше кустарникового пояса в горной луговой степи, образованной *C. pediformis*. В этом сообществе очень велика роль мезофитных луговых (*Sanguisorba officinalis*) и горнолуговых (*Gentiana decumbens, Papaver tenellum, Astragalus multicaulis, Thalictrum foetidum*) видов, обильно также обычное для луговых степей ксеромезофильное разнотравье — *Achyrophorus maculatus*, *Pulsatilla pa-*

---

[1] В данном тексте авторы используют названия подпровинций и округов, принятых ими в системе ботаникогеографического районирования ЦКМ (Карамышева и Рачковская, 1966).

tens, Campanula sibirica и многие другие. Куртины *C. humilis* равномерно разбросаны по всему сообществу, нами обнаружен только один участок с обилием ее. Таким образом, *C. humilis* встречается в горах Ку только в наиболее влажных, защищенных от иссушения местах.

6. ***Allium hymenorrhizum*** Ledeb. Изолированные местонахождения этого лука были обнаружены в нескольких низкогорных массивах ЦКМ, далеко за пределами основного ареала. Вид широко распространен в горах Восточного Казахстана — на Алтае, в Джунгарском Алатау, Тарбагатае; в горах Средней Азии — в Памиро-Алае и Тянь-Шане, а за пределами СССР — в Иране и Джунгаро-Кашгарском флористическом районе («Флора СССР», 1935 : 176).

Наши сборы: 1) Семипалатинская область, горы Улькен-Сарымбет в 45 км к ю.-з. от пос. Кайнар, разнотравный луг вокруг ивняка, 31 VII 1965, № 3068; 2) Семипалатинская обл., хр. Чингиз-Тау, г. Машан в 75 км к ю.-ю.-з. от пос. Абай, у высоты 1159 м, на увлажняемой мелкоземистой площадке, 12 VII 1968, № 762; 3) Карагандинская обл., г. Бегазы к югу от массива Кзыл-Рай, на лугу, 29 VI 1967, № 183.

7. ***Allium turkestanicum*** Rgl. Мы упоминаем об этом виде лука, хотя он и указан для Арало-Каспийского флористического района (но только для низовий р. Сарысу, т. е. для пустынных территорий). Наши сборы сделаны в пределах степной части мелкосопочника и фиксируют крайние северные точки распространения этого центрально-средиземного пустынного лука.

Во «Флоре СССР» (1935 : 229) отмечается произрастание *A. turkestanicum* на выходах пестроцветных пород. В мелкосопочнике он растет на мелкоземистых и каменистых склонах сопок, сложенных метаморфизированными породами и микрокварцитами. Встречается он в довольно большом обилии (sp.-cop.$_1$) и является характерным растением петрофитноразнотравных и полынных сообществ, а также полынно-киргизскоковыльных с кустарниками степей в лощинах и у подножий склонов.

Мы собрали этот лук в Карагандинской обл. в горах Коксенгир (в 45 км к ю.-ю.-з. от ж.-д. станции Жана-Арка) в петрофитноразнотравно-полынном сообществе с *Caragana balchaschensis* ([Caragana balchaschensis] — Artemisia gracilescens + A. sublessingiana + Thalictrum isopyroides + Allium turkestanicum). На экземплярах, собранных в горах Коксенгир, были подробно изучены биолого-морфологические особенности этого лука (Попова, 1965).

8. ***Polygonum bistorta*** var. ***nitens*** Fisch. et Mey. (=***P. nitens*** [Fisch. et Mey.] V. Petr.). Основной ареал этой разновидности охватывает горы Восточного Казахстана (Алтай) и горы Средней Азии (Памиро-Алай и Тянь-Шань). На востоке он доходит до Даурии (включая Северную Монголию), где растет на лугах на каменистых почвах в субальпийском поясе гор. В мелкосопочнике был обнаружен в г. Жаман-Тау (Карагандинская обл.), в 75 км к востоку от г. Каркаралинска под скалами на тенистых увлажненных площадках, 22 III 1968, № 919.

9. ***Coluria geoides*** (Pall.) Ledeb. Собрана нами в Семипалатинской обл. в горах Улькен-Сарымбет, в 45 км к ю.-з. от пос. Кайнар, на каменистых обнажениях по северному склону гор, 29 VII 1965, № 3027. Эта точка является крайним западным пределом распространения вида.

По характеру ареала это растение может быть отнесено к восточноказахстанско-южносибирско-монгольским видам.[1] *C. geoides* чрезвычайно характерна и в большом обилии постоянно присутствует в самых разнообразных сообществах тырсовой, красноковыльной и других формаций в поясе горных луговых степей юго-западного Алтая (Калбинский хр.). Описанные нами в мелкосопочнике степи с участием *C. geoides*, относящиеся главным образом к красноковыльной (со *Stipa rubens*) и овсецо-

[1] Во «Флоре СССР (1941 : 241) и в работе В. И. Грубова (1955) указано для Алтая, Ангаро-Саянского флористического района (Хакасская автономная область) и Северной Монголии (Хангай, Хобдо).

вой (с *Helictotrichon desertorum* и *H. schellianum*) формациям имеют большое сходство с южноалтайскими, но представляют несколько обедненные их варианты. Кроме горных луговых степей, *C. geoides* в мелкосопочнике играет роль доминанта в разнообразных серийных — петрофитноразнотравных, злаково-петрофитноразнотравных и других сообществах, в горных лугово-степных сообществах с участием *Carex pediformis*: растет на мелкоземистых площадках, на осыпях, по северным влажным и затененным склонам.

Массив гор Улькен-Сарымбет, в котором была обнаружена *C. geoides,* может рассматриваться как северо-западный выступ гор Чингиз-Тау. Чрезвычайно интересно, что в этих горах колюрия до сих пор не была найдена, хотя там встречаются фрагменты кустарникового пояса из *Spiraea trilobata* и *Caragana arborescens,* сходные по составу с таковыми в Калбинском хребте. Возможно, что при более подробных флористических исследованиях гор Чингиз-Тау, разрыв ареала *C. geoides* будет заполнен новыми точками сборов.

10. ***Astragalus albicans*** Bong. Местонахождения этого вида известны из пустынных окрестностей оз. Балхаш, оз. Алаколь и с горы Аркаул в Зайсанской котловине («Флора СССР», 1946 : 551).

Нами этот астрагал собран в юго-западной части ЦКМ на границе степей и пустынь, в 10 км к северу от пос. Каражал, в ур. Алтыншокы, на горе Акмая по выходам пестроцветной коры выветривания, 21 VI 1968, № 172.

По пестроцветным корам выветривания, часто засоленным, где перемежаются песчанистые и глинистые слои, в степную область проникают пустынные, преимущественно туранские, виды, которые образуют обычно несформировавшиеся группировки галопетрофитов.

Совместно с *A. albicans* нами были собраны редкие для степной части ЦКМ виды: *Artemisia terrae-albae, Thesium multicaule, Matthiola superba, Asparagus breslerianus, Seseli eriocephalum.*

11. ***Astragalus fruticosus*** Pall. Восточнопалеарктический вид, распространен в Восточной Сибири, где на севере проникает до районов Якутска, Вилюйска и бассейна р. Колымы; встречается также на Дальнем Востоке («Флора СССР», 1946 : 706).

Ближайшие к ЦКМ нахождения в Алтайских горах. Собран нами в высокой северо-западной части гор Чингиз-Тау — на хр. Кан-Чингиз, где является одним из компонентов сомкнутых кустарниковых зарослей *Caragana arborescens*. Заросли *Caragana arborescens* в этом районе также являются оторванными, изолированными от ближайших пунктов основного ареала этого вида в Калбинском хребте и на Алтае.

Нами собраны экземпляры: 1) Семипалатинская область, в 45 км к с.-з. от пос. Абай, хр. Кан-Чингиз, выс. 1145 м над ур. м., заросли *Caragana arborescens* в глубоком ущелье, 10 VII 1968, № 654; 2) там же, в богаторазнотравно-овсецовой степи по северному склону. Указанные местонахождения являются крайними западными точками ареала этого вида.

12. ***Astragalus ellipsoideus*** Ledeb. Восточноказахстанский петрофит, встречается на Алтае, в Тарбагатае и Джунгарском Алатау («Флора СССР», 1946 : 850).

Собран нами неоднократно в ЦКМ в петрофитных вариантах степей на щебнистых и каменистых почвах в южной части Восточно-Казахстанской подпровинции, преимущественно в полосе опустыненных полынно-ковыльных степей: 1) Семипалатинская обл., горы Чингиз-Тау, хр. Кан-Чингиз, близ высоты 1145 м и в 47 км к с.-з. от пос. Абай, 3 VII 1966, № 5229; 2) Семипалатинская обл., в 100 км к с.-з. от ж.-д. станции Аягуз, хр. Чингиз-Тау, сопки в долине р. Ерке, овсецовые степи по склону, 18 VI 1968, № 616; 3) Семипалатинская обл., в 170 км к с.-в. от г. Балхаш. Урочище Пойтак, сопки, выс. 707 м, на склоне, 2 VI 1968, № 545; 4) Карагандинская обл., в 45 км к югу от пос. Актогай в мелкосопочнике, 22 VI 1964, № 211; последнее местонахождение является крайней западной точкой распространения вида.

13. ***Astragalus multicaulis*** Ledeb. Сборы этого вида были известны ранее только с гор Алтая, Саян и районов Северной Монголии (Хобдо, Монгольский Алтай) («Флора СССР», 1946 : 81; Грубов, 1955).

Найден в значительном удалении на запад от основного ареала в низкогорьях восточной части ЦКМ: 1) Карагандинская обл., горы Ку в 20 км к с.-з. от пос. Егиндыбулак, долина р. Матак, горные луговые степи на вершинах низкогорий; 2) Карагандинская обл., горы Кент в 60 км к в.-ю.-в. от г. Каркаралинска, на вершине сопки у выс. 1466 м, 26 VII 1964, № 925.

Экземпляры, собранные в мелкосопочнике, отличаются от альпийских сборов (с Алтая) более ксероморфным обликом (мельче листья, короче длина междоузлий, несколько более плотные соцветия). На вершинах низкогорий ЦКМ данный вид является довольно обильным и четко приурочен к луговым степям и своеобразным петрофитноразнотравным сообществам высокогорного типа по вершинам низкогорий.

14. ***Astragalus propinquus*** Schischk. Восточнопалеарктический вид, широко распространен на Алтае, в Джунгарском Алатау, в районах Восточной Сибири, Северной Монголии (Хэнтей, Хангай, Монгольский Алтай) и на Дальнем Востоке; встречается также в Маньчжурии и Корее («Флора СССР», 1946 : 38). Характерное растение лесов (лиственничных, сосновых, березовых, пихтовых), субальпийских лугов и лугов по берегам рек. В Приморье (Дальний Восток) отмечен в зарослях *Corylus*.

Собран нами в мелкосопочнике в отрыве от ближайших местонахождений на Алтае на 600—700 км, в 70 км к ю.-в. от г. Каркаралинска, гора Кошубай, у выс. 1559 м (система гор Кент), в зарослях *Rosa spinosissima* под скалами, 19 VII 1968, № 829.

Это единственное пока местонахождение *Astragalus propinquus* в ЦКМ, где он встречен по северному внутреннему склону горного массива, на очень влажной площадке под скалами в зарослях мезофильных кустарников с фрагментами субальпийского высокотравья.

15. ***Oxytropis chionobia*** Bge. Джунгаро-тяньшаньский петрофит, распространенный в горах Тарбагатай, Саур, в Джунгарском Алатау, на Тянь-Шане, в альпийском поясе на каменистых осыпях («Флора СССР», 1948 : 204).

Нами установлено изолированное северное местонахождение этого вида в ЦКМ в низкогорном гранитном массиве Кызыл-Рай: Карагандинская обл., в 110 км к югу от г. Каркаралинска, горы Кызыл-Рай, у выс. 1559 м, в трещинах скал, 26 VI 1959, № 7568.

16. ***Geranium affine*** Ledeb. Восточноказахстанский вид, распространенный на Алтае и в Тарбагатае по лугам в долинах рек и по склонам («Флора СССР», 1949 : 33).

На территории ЦКМ проникает только в восточную часть гор Чингиз-Тау, где собран нами в 25 км от ж.-д. ст. Аягуз по берегу р. Улькен-Батпак, 13 VII 1964, № 723.

17. ***Daphne altaica*** Pall. Вид, распространенный только в горах Восточного Казахстана (Алтай, Тарбагатай), где растет в кустарниковых зарослях по склонам гор и в кустарниковой степи («Флора СССР», 1949 : 490).

Собран нами в мелкосопочнике, расположенном на сниженной юго-западной окраине гор Чингиз-Тау; мелкосопочник сложен метаморфизированными известняками и отличается большим своеобразием растительного покрова. Господствующими в нем являются сообщества овсецовой (с *Helictotrichon desertorum*) и ковылковой (со *Stipa lessingiana*) формаций. К выходам пород и каменистым почвам приурочены петрофитно-разнотравно-ковыльковые сообщества (с господством *Stipa orientalis*); из петрофитов наиболее характерны *Carex pediformis, Juniperus sabina, Onosma simplicissimum*, *Scabiosa isetensis*, *Ajania fruticulosa*. *Daphne altaica* собрана у подножья северного склона сопки в осоково-овсецово-красноковыльной степи (Stipa rubens + Helictotrichon desertorum + Carex pediformis), из разнотравья очень обильны *Onosma simplicissimum*, *Libanotis buchtormensis*, *Polygala hybrida*; в небольшом обилии, преиму-

щественно около камней встречаются *Lonicera microphylla* и *Daphne altaica*.

Местонахождение: Семипалатинская обл., в 3 км к с.-з. от рудника Акбастау по дороге на пос. Кайнар, красноковыльная степь, 24 VII 1964, № 870. Данное местонахождение — крайняя западная точка ареала этого вида. Интересно, что близкородственный вид *Daphne sophia* Kalen. также связан с карбонатными субстратами и встречается лишь на мелах в Волжско-Донском флористическом районе («Флора СССР», 1949 : 491).

18. ***Aulacospermum anomalum*** Ledeb. Растение альпийского пояса гор, где растет на каменистых склонах, скалах и иногда на лугах. Встречается на Алтае, в Ангаро-Саянском флористическом районе, Джунгарском Алатау, Тянь-Шане («Флора СССР», 1950 : 241) и в Монгольском Алтае (Грубов, 1955).

Нами собрано в центральной флористически богатой части гор Кент: Карагандинская обл., горы Кошубай в 70 км к ю.-в. от г. Каркаралинска, в зарослях мезофильных кустарников около выс. 1559 м, 19 VII 1968, № 814.

19. ***Ferula stylosa*** Korov. Среднеазиатский эндемический вид. Описан по экземплярам, собранным с Чу-Илийских гор; встречается, кроме того, еще в некоторых хребтах Тянь-Шаня (Каратау, Букантау) и в Сыр-Дарьинском флористическом районе («Флора СССР», 1951 : 109). Этот вид принадлежит к подроду *Peucedanodies*, большинство видов которого сосредоточено в горных районах Восточного Средиземноморья и связано с каменистыми местообитаниями (Коровин, 1940). В мелкосопочнике найден в горах Актау (Копальский округ!) в 80 км к ю.-ю.-в. от ж.-д. ст. Жана-Арка Карагандинской области, в зарослях кустарников, 25 VI 1968, № 361.

Этот вид является довольно активным, можно сказать ландшафтным растением в горах Актау, в большом обилии растет в межсопочных логах, среди зарослей кустарников по крупнокаменистым осыпям и как бы замещает в этих местообитаниях другой вид рода *Ferula* — *F. songorica*, широко распространенный в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике (кроме крайнего его севера).

20. ***Ledebouriella seseloides*** (Hoffm.) Wolff. Ранее этот эндемичный вид считался свойственным только восточной части мелкосопочника, он был описан по экземплярам, собранным в горах Чингиз-Тау и упомянут во «Флоре СССР» (1950 : 362) только для этого массива. Теперь он обнаружен на расстоянии свыше 500 км от гор Чингиз-Тау в западной части мелкосопочника в г. Актау в Карагандинской обл., в 80 км к ю.-в. от ж.-д. ст. Жана-Арка, в петрофитноразнотравном сообществе на вершине сопки, 17 VIII 1958, № 7.

21. ***Scaligeria setacea*** (Schrenk) Korov. Эндемичный среднеазиатский вид, очень большая редкость для мелкосопочника. Это единственный представитель подрода *Chaerophylloides*, проникающий довольно далеко на север за пределы гор Средней Азии.[1] Точки, в которых были сделаны наши сборы, лежат значительно севернее границы распространения видов рода *Scaligeria*, начерченной в работе Е. П. Коровина (1962). Мы собрали его дважды на территории Копальского округа, где неоднократно отмечали проникновение на территорию мелкосопочника целого ряда среднеазиатских видов. В мелкосопочнике этот вид обитает в несколько иных условиях и в других сообществах, чем в горах Средней Азии, предпочитая местообитания с повышенным увлажнением, встречается в малом обилии в межсопочных лугах, вокруг родников.

Наши сборы: 1) Карагандинская обл., в 20 км к ю.-з. от пос. Кара-

---

[1] В ранней работе Е. П. Коровина (1928), посвященной роду *Scaligeria*, упоминается о сборах *Scaligeria setacea*, сделанных А. Шренком на юге Семипалатинской обл. в г. Кызыл-Тау (эти сборы хранятся в гербарии БИН АН СССР). Однако в более поздних публикациях («Флора СССР», 1950 : 217) отсутствуют ссылки на эти сборы.

жал, в логу среди зарослей кустарников, 22 VI 1968, № 222; 2) Карагандинская обл., в 80 км к в. от пос. Каражал, гора Кызыттас, природниковая луговина, 25 VI 1968, № 328.

22. ***Schrenkia pungens*** Rgl. et Schmalh. Эндемичный среднеазиатский вид с очень ограниченным ареалом распространения (Сыр-Дарьинский район «Флоры СССР», запад Памиро-Алая и Западный Тянь-Шань). Типично петрофитный вид. На территории мелкосопочника обнаружен нами в самой южной полосе степной области — в полосе опустыненных степей в 40 км к югу от пос. Акчатау, Карагандинская обл., на выходах карбонатных песчаников, 24 VII 1959, № 7378.

23. ***Linaria brachyceras*** (Bge.) Kuprian. Центрально-восточноказахстанский петропсаммофит. Ранее было известно только одно местонахождение этого вида, в песках по р. Иртышу («Флора СССР», 1955 : 219). Нами собран в значительном удалении от первого места сбора в западной части ЦКМ в бассейне р. Сарысу, также на песках: Карагандинская обл., урочище Кара-Агаш, песчаноковыльная степь, 21 VII 1958, № 6274.

Представляют значительный интерес и другие сборы этого редкого вида, сделанные нами вне территории ЦКМ в центральной и западной части Калбинского хребта, где *L. brachyceras* связана с каменистыми местообитаниями: 1) Семипалатинская обл., в 6 км к ю.-з. от с. Таргын по р. Таргын, по дороге с. Самарское — г. Усть-Каменогорск, гора Аманат, южный склон, мелкоземистые участки вокруг осыпей, 24 VII 1966, № 5636; 2) Семипалатинская обл., ж. д. Семипалатинск — Алма-Ата, в 14 км ю.-в. от ст. Жангиз-Тюбе, оконечность гор Жельды-Кыра, холоднополынно-разнотравное с *Caragana pumila* сообщество, 29 VI 1966, № 5774.

24. ***Pedicularis abrotanifolia*** M. B. ex Stev. На территории нашей страны этот вид известен с гор Алтая и окрестностей оз. Шира в Восточной Сибири («Флора СССР», 1955 : 730), широко распространен в Монголии, где встречается в районах Прихубсугулья, Хангая, Монгольского Алтая и Гобийского Алтая (Иванина, 1970).

Нами собран в низкогорных массивах Восточно-Казахстанской подпровинции, в горах Кент; приурочен к интересным и неповторимым в других районах Советского Союза петрофитноразнотравно-луговым и горностепным сообществам по вершинам низкогорий, где растет совместно с *Papaver tenellum*, *Erytrichium rupestre*, *Agrostis syreitschikovii*, *Astragalus multicaulis*, *Carex pediformis*, *Oxytropis brevicaulis* и другими видами. Наши экземпляры: 1) Карагандинская обл., в 70 км к ю.-в. от г. Каркаралинска, система гор Кент. Петрофитноразнотравное сообщество на вершине горы Кошубай, выс. 1559 м, 18 VII 1968, № 805; 2) Карагандинская обл., в 60 км к в.-ю.-в. от г. Каркаралинска, в горах Кент, выс. 1465 м, петрофитноразнотравная асс. на вершине, 4 VII 1959, № 7604.

25. ***Galium soongoricum*** Schrenk. Этот эндемичный восточноказахстанско-среднеазиатский вид является очень редким для ЦКМ, изолированные местонахождения его на территории мелкосопочника являются крайними северными точками его ареала. В основной части своего ареала, охватывающего горы Средней Азии (Памиро-Алай, горную Туркмению и Тянь-Шань) и горы Восточного Казахстана (Алтай, Джунгарский Алатау и Тарбагатай), это растение свойственно влажным еловым и можжевеловым горным лесам. В мелкосопочнике встречается только в отдельных низкогорных массивах Восточно-Казахстанской подпровинции (система гор Кент и горы Ку), где растет обычно небольшими латками на влажных дресвянистых площадках в тенистых нишах или трещинах скал.

Нами собран дважды: 1) Карагандинская обл., в 70 км к ю.-в. от г. Каркаралинска, гора Аскуран (система гор Кент), около выс. 1513 м, в увлажняемой нише в скалах, 20 VII 1958, № 906; 2) Карагандинская обл., гора Ку, около пос. Егиндыбулак, долина р. Матак, во влажных трещинах, 27 VII 1968, № 978.

26. ***Lonicera simulatrix*** Pojark. Проникновение этого южносре-

дизeмного (ирано-туранского) вида на территорию мелкосопочника представляет большой интерес, так как он распространен только в горных массивах Средней Азии (в восточном, центральном и в некоторых хребтах Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая); вне пределов Советского Союза указан для Афганистана (Гиндукуш), Кашгарии и хр. Каракорум («Флора СССР», 1958 : 480).

В морфологическом отношении чрезвычайно близок к широко распространенному на территории мелкосопочника петрофитному кустарнику *Lonicera microphylla,* отличаясь от последнего фиолетово-синими плодами и нежным опушением веточек и листьев. У экземпляров, собранных в мелкосопочнике, эти признаки выражены очень четко. Растет так же как и *Lonicera microphylla,* в трещинах скал, на каменистых закрепленных осыпях, образует заросли. Собрана в гранитном массиве гор Бектауата в 60 км к северу от г. Балхаш, во внутренней долине у выс. 1210 м, в логу, 9 VI 1968, № 486.

27. ***Artemisia rutifolia*** Steph. ex Spreng. (восточноказахстанско-монгольский вид). Проникает в самую восточную часть ЦКМ — в массив гор Чингиз-Тау. Там этот вид был собран дважды на южном макросклоне гор: 1) Семипалатинская обл., хр. Чингиз-Тау, г. Акчатау в 60 км к с.-в. от ж.-д. ст. Аягуз, в горной луговой степи на северном склоне около высоты 1301 м, 13 VII 1964, № 770; 2) Семипалатинская обл., горы Шуюншал в 80 км к з.-с.-з. от ст. Аягуз, каменистые склоны, 12 VII 1966, № 5073.

В горах Шуюншал (вторая точка сбора) *A. rutifolia* является довольно обычным видом, в обилии разрастается по краям каменистых осыпей, в трещинах скал и на мелкоземистых площадках под скалами. Совместно с ней в петрофитноразнотравных сообществах встречаются виды-петрофиты *Goniolimon eximium* и *Arabis fruticosa,* также характерные только для Восточно-Казахстанской подпровинции, но более широко распространенные, чем *A. rutifolia.*

Перечисленные виды по характеру их современного распространения могут быть разделены на несколько групп. Анализ их ареалов позволяет установить интересные ботаникогеографические связи растительности мелкосопочника с окружающими территориями, горами Средней Азии, Восточного Казахстана, равнинами Турана и т. д.

1. Наиболее обширна группа видов, проникающих в низкогорные массивы Восточно-Казахстанской подпровинции с востока (восточнопалеарктические, восточноказахстанские, алтайские, джунгаро-тяньшаньские, восточноказахстанско-монгольские виды). Нами обнаружены крайние западные пределы распространения этих видов. К этой группе относятся *Astragalus propinquus* и *Astragalus fruticosus,* широко распространенные в лесах, на лугах, в зарослях мезофитных кустарников в восточных районах Палеарктики.

Часть видов имеет более ограниченный ареал и указывает на связь растительности мелкосопочника с горами Восточного Казахстана, преимущественно Алтая. Это — *Coluria geoides* (на восток до северной Монголии), *Daphne altaica, Geranium affine* (луга Алтая и Тарбагатая), *Aulacospermum anomalum.* К этой же группе можно отнести и *Carex humilis,* хотя и имеющую обширный ареал в Европе, но на территорию мелкосопочника проникающую также через восточные районы.

Можно выделить целую группу видов мезофитно-петрофитного комплекса, довольно широко распространенных в ЦКМ в горных луговых степях, на каменистых обнажениях, в своеобразных горных сообществах типа альпийских лужаек. Это джунгаро-тяньшаньский вид *Oxytropis chionobia,* восточноказахстанско-монгольский *Pedicularis abrotanifolia* и алтайский *Astragalus multicaulis.*

К более сухим местообитаниям в мелкосопочнике, к каменистым осыпям, вершинам сопок и скалам приурочены восточноказахстанские петро-

фиты *Astragalus ellipsoideus*, *Ledebouriella seselioides* и восточноказахстанско-монгольский вид *Artemisia rutifolia*.

2. Немногочисленная группа северных (северноголарктических и севернопалеарктических) бореальных видов, сохранившихся на территории мелкосопочника в особых условиях повышенного увлажнения (болота, берега ручьев, влажные затененные трещины скал). Это несомненно реликтовые виды. К ним относятся лугово-болотные виды осок *Carex capillaris* и *C. angarae* и мезофильный скальный папоротник *Woodsia alpina*.

3. Интересна также группа видов, проникающих на территорию мелкосопочника с юга и имеющих более или менее обширный ареал в области Древнего Средиземья. Это центральносредиземный петрофитный вид *Lonicera simulatrix* и мезофитный лук *Allium hymenorrhizum*.

Широко распространены в горах Средней Азии и Восточного Казахстана мезофильные виды *Galium soongoricum* и *Polygonum bistorta* var. *nitens*, сохранившиеся в ЦКМ только в очень влажных тенистых местообитаниях (ниши в скалах, мелкоземистые увлажняемые площадки).

К типично среднеазиатским видам, имеющим на нашей территории крайние северные точки распространения, относятся *Scaligeria setacea, Agropyron badamense*, *Schrenkia pungens* и *Ferula stylosa*. Они проникают только во флористически своеобразный Копальский округ.

Для южной, пустынно-степной части мелкосопочника чрезвычайно характерно продвижение целого ряда туранских пустынных видов. Из растений, ранее неизвестных для степной части мелкосопочника, следует упомянуть *Astragalus albicans,* произрастающий на пестроцветных корах выветривания, и *Allium turkestanicum* — растение петрофитных сообществ на южных склонах.

Сделанные сборы редких видов показывают, насколько интересной и пока еще недостаточно изученной во флористическом отношении является территория Центрально-Казахстанского мелкосопочника. По мнению авторов, подробного флористического обследования заслуживают низкогорные массивы Восточно-Казахстанской подпровинции (горы Баян-Аул, горы Ку и особенно горы Чингиз-Тау). Внутренние, иногда малодоступные, долины в этих массивах несомненно таят еще многие интересные находки. К увеличению числа видов флоры ЦКМ, особенно южной ее части, приведут подробные весенние сборы. Например, при определении видов рода *Allium*, собранных нами в горах Бектауата, Р. В. Камелиным были обнаружены луковицы *Crocus alatavicus* Rgl. et Semen. Этот вид был известен ранее только для Джунгарского Алатау, Тянь-Шаня и Сыр-Дарьинского флористического района («Флора СССР», 1935: 505) и для нашей территории является большой редкостью.

До сих пор не повторены сборы ранневесенних видов, собранных А. Шренком в Каркаралинских горах и горах Улутау. Требует уточнения распространение в Северном Прибалхашье (в Копальском и Присарысуйском округах) ряда пустынных туранских видов.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии, 67. — Иванина Л. И. (1970). Сем. *Scrophulariaceae* Juss. В кн.: Растения Центральной Азии, 5. — Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. (1966). О ботаникогеографическом районировании степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. журн., 51, 10. — Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. (1967). Изучение географии и структуры растительного покрова степей Казахстана в 1954—1956 гг. Бот. журн., 52, 12. — Коровин Е. П. (1928). Род *Scaligeria* и его филогения. Тр. САГУ, сер. VIIIв, ботаника, 2. — Коровин Е. П. (1940). Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula* L. В кн.: Растение и среда. — Коровин Е. П. (1962). Растительность Средней Азии и Казахстана, 2. — Лавренко Е. М. (1970). Ботаникогеографическое разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти Европейской степной области. — Попова Т. А. (1965). Биолого-морфологическая

характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 17. — Флора СССР. (1934—1964). Тт. I (1934); III (1935); IV (1935); X (1941); XII (1946); XIII (1948); XIV (1949); XV (1949); XVI (1950); XVII (1951); XXII (1955); XXIII (1958).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 VII 1970).

SUMMARY

The article comprises a list of 27 species that are not mentioned as occuring in the steppe regions of the Central Kazakhstan «melkosopochnik» (peneplain) eiher in the «Flora URSS» or in the «Flora Kazakhstan». Their distribution within the area of the «melkosopochnik», their association with definite habitats and their participation in the vegetational cover are characterized.

УДК 581.524.44 : 582.675

Т. А. Работнов и Н. И. Саурина

ЧИСЛЕННОСТЬ И ВОЗРАСТНОЙ СПЕКТР НЕКОТОРЫХ ЦЕНОТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЮТИКОВ *Ranunculus acris* L. И *R. auricomus* L.

T. A. RABOTNOV AND N. I. SAURINA. THE DENSITY AND THE AGE COMPOSITION OF CERTAIN POPULATIONS OF *RANUNCULUS ACRIS* L. AND *R. AURICOMUS* L.

Изучена численность и возрастной состав ценотических популяций лютиков едкого и золотистого в трех фитоценозах суходольных лугов в Московской области. Общее число особей у лютика едкого варьировало от 1200 до 3900 на 10 м², а у лютика золотистого соответственно от 880 до 1770.

Участие ювенильных особей в составе популяций изменялось от ценоза к ценозу у лютика едкого от 62.5 до 89.0%, а у лютика золотистого — от 48 до 72%; имматурных особей соответственно 0.5—5.9 и 5.6—15.8%; взрослых 10.3—31.6 и 18.6—36.0%. Урожай обоих видов лютиков почти целиком (96.9—97.8%) определялся взрослыми, главным образом генеративными (64.7—77.7%) особями.

Изученные популяции лютиков едкого и золотистого можно отнести к популяциям нормального типа, относительно недолговечных, размножающихся исключительно семенами кистекорневых поликарпичных трав, с невыраженным сенильным периодом в их жизненном цикле и с пространственно однородным распределением возрастных групп.

В настоящее время по возрастным спектрам и частично по возрастному составу ценотических популяций растений, относящихся к различным экобиоморфам, накоплен значительный фактический материал. Особенно много нового за последние годы внесено А. А. Урановым и его сотрудниками. Тем не менее дальнейшее накопление фактического материала по ценотическим популяциям и разработка теории этого вопроса безусловно желательны. Это побуждает нас опубликовать результаты наблюдений по численности и возрастным спектрам популяций лютиков едкого и золотистого *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L., проведенных в 1968 г. на материковых лугах Звенигородской биологической станции Московского университета (близ г. Звенигорода).

Популяции лютиков изучались нами на трех участках лощинных суходольных лугов, расположенных на днище древнего оврага (Милеевский овраг). В верхней части оврага, представляющей недренированную лощину, занятую злаково-влажноразнотравными сильно замоховелыми лугами на дерново-среднеподзолистых почвах на тяжелом моренном суглинке с близким (70 см) залеганием почвенно-грунтовых вод, изучение было проведено в двух фитоценозах. Первый из них по преобладающим растениям можно условно назвать лютиково-душистоколосковым зеленомоховым. Увлажнение, определенное по шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), — 72.0, богатство почвы — 8.5. Покрытие травостоя 80—85%, мохового покрова — 65—70%. Преобладающие растения (по проективному покрытию): *Anthoxanthum odoratum* L. — 20%; *Ranunculus acris* L. — 15%; *Nardus stricta* L. — 5%; *Agrostis tenuis* Sibth. — 5%; *Trifolium repens* L. — 5%; *Aulacomnium palustre* (L.) Schwaegr. — 15%; *Bryum weigelii* Spreng. — 20%; *Climacium dendroides* (L.) Web. et Mohr — 20%; *Mnium offine* Bland. — 15%.

Второй фитоценоз условно назван калгано-белоусово-манжетковым зеленомоховым. Увлажнение — 74.5, богатство почвы — 8.0. Покрытие травостоя — 70—75%, мохового покрова — 55—60%. Преобладающие растения: *Nardus stricta* — 10%; *Alchemilla* (*A. acutiloba* Opiz, *A. gracilis* Opiz, *A. monticola* Opiz) — 10%; *Potentilla erecta* (L.) Hampe — 8%; *Anthoxanthum odoratum* — 5%; *Juncus filiformis* L. — 5%; *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. — 5%; *Ranunculus acris* — 5%; *Aulacomnium palustre* — 25%; *Bryum weigelii* Spreng. — 10%; *Climacium dendroides* — 10%; *Mnium affine* — 10%.

Третий фитоценоз, условно названный луговovasильково-манжетковым, расположен в дренированной части оврага на дерново-среднеподзолистой среднесуглинистой почве, увлажнение — 66.5, богатство почвы — 9.0. Покрытие травостоя — 60—70%, мохового покрова (*Climacium dendroides*) — 5%. Преобладают манжетки (*Alchemilla acutiloba*, *A. gracilis*, *A. cymatophylla* Juz., *A. glabricaulis* Lindb. fil., *A. baltica* G. Sam. ex Juz., *A. monticola*, *A. subcrenata* Bus.) — 20%; *Centaurea jacea* L. — 15%; *Anthoxanthum odoratum* — 5%; *Cynosurus cristatus* L. — 5%; *Trifolium pratense* L. — 5%.

Методика проведения работы

Изучение численности особей лютиков проводилось в пределах учетных площадей в 25 м² (5×5 м) на площадках 25×25 см. В одном случае (лютиково-душистоколосковый зеленомоховой луг) вся учетная площадь (25 м²) была разделена на 400 площадок 25×25 см и в пределах каждой из них были учтены все особи лютиков. На остальных участках популяции лютиков изучались на 100 площадках в 25×25 см (общая площадь учета 6.25 м²), отобранных случайным методом в пределах 25 м² (5×5 м). Куски дернины размером 25×25 см, составляющие учетные площади, вырезались ножом, разбирались на части руками и тщательно (часть за частью) просматривались. Все особи лютиков выбирались с корнями, подсчитывались, записывались в журнале наблюдений и закладывались (с указанием номера площадки) в гербарий. Исключение составляли лишь всходы и ювенильные растения; в связи с многочисленностью этой группы особей в гербарий была взята лишь часть их.

Особи, взятые в гербарий, были детально описаны (эти материалы не обработаны и в данном сообщении не использованы) и отнесены к определенным возрастным группам. Для каждой особи определена площадь листьев, а для особей одной популяции, помимо того, вес надземных органов.

Для избежания ошибок в определении площади листьев по гербарным экземплярам в связи с сокращением ее при сушке растений были составлены эталоны из листьев различной величины и формы, площадь которых (в свежем состоянии) была точно определена. Путем сравнения гербарных экземпляров с такими эталонами представлялось возможным быстро и достаточно точно (с точностью до 0.5 см²) определить площадь каждой листовой пластинки.

На двух типах лугов, помимо того, определено число семян лютиков в верхнем (0—10 см) слое почвы. Для этой цели случайным методом было взято по 25 образцов почвы 10×10×10 см. Каждый образец разрезался на 3 части: 0—2 см; 2—5 см; 5—10 см. Семена выделялись из почвы путем отмывки каждого образца почвы на ситах с отверстием в 1 мм. Всхожесть семян не определялась.

При выделении возрастных групп лютиков была предпринята попытка использовать результаты исследований Линколы (Linkola, 1935), проводившего свои исследования на низинном лугу на северном побережье Ладожского озера (ныне территория СССР) (богатый Trollius-вариант ассоциации Agrostis tenuis+Alchemilla vulgaris—Rhytidiadelphus squarrosus). На основании морфологических признаков надземных и подземных органов Линкола определял возраст молодых особей и выделил в пределах виргинильного периода для лютика золотистого пять, а для лютика едкого шесть возрастных состояний (годичных классов). Однако признаки, использованные Линколой для выделения возрастных групп лютиков, в наших условиях оказались недостаточно определенными. В то же время при изучении популяций лютиков не удалось выявить другие признаки, по которым можно было бы провести достаточно детальное расчленение популяций лютиков на возрастные группы; пришлось ограничиться выделением лишь четырех возрастных групп: 1) ювенильных (включая всходы); 2) имматурных; 2) взрослых вегетативных; 4) генеративных. Сенильных особей в пределах изученных популяций не обнаружено. Группа взрослых вегетативных особей является сборной, в ее состав входят как виргинильные растения, так и особи уже развивавшие генеративные побеги, но находящиеся в состоянии перерыва в цветении.

Учетная площадь при изучении отдельных популяций, как отмечено выше, в одном случае была 25 м², а в остальных 6.25 м². Для удобства сравнения все полученные цифры по численности особей пересчитаны на площадь 10 м².

Результаты изучения численности и возрастного спектра популяций лютиков едкого и золотистого

Популяции лютика едкого. Изученные популяции лютика едкого отличаются друг от друга как по общей численности особей, так и по абсолютному и относительному участию в их составе особей отдельных возрастных групп (табл. 1). Общим для всех популяций было: значительно меньшая численность имматурных особей по сравнению с ювенильными и в меньшей степени со взрослыми вегетативными особями.

ТАБЛИЦА 1

Численность и возрастной спектр популяций лютика едкого *Ranunculus acris*

Группа особей	Лютиково-душисто-колосковая		Калгано-белоусово-манжетковая		Лугововасильково-манжетковая	
	число особей на 10 м²	(то же в %)	число особей на 10 м²	(то же в %)	число особей на 10 м²	(то же в %)
Ювенильные	2980	76.0	755	62.5	2234	89.2
Имматурные	148	3.7	72	5.9	13	0.5
Взрослые вегетативные	345	8.7	306	25.4	142	5.6
Генеративные	447	11.6	75	6.2	123	4.7
Все взрослые особи	792	20.3	381	31.6	265	10.3
Все особи	3920	100.0	1208	100.0	2512	100.0

Соотношение между числом ювенильных и имматурных особей в изученных нами популяциях было весьма значительным, а именно 20 : 1 (лютиково-душистоколосковый луг), 172 : 1 (лугововасильково-манжетковый луг), 10.5 : 1 (калгано-белоусово-манжетковый луг). Несколько меньшее соотношение между особями первого и второго года жизни — 7.0—7.3 : 1 наблюдал Линкола (Linkola, 1935).

Семена лютика едкого прорастают почти исключительно весной (Linkola, 1935; Perttula, 1941). Длительность пребывания его особей в ювенильном состоянии непродолжительна: 1—2 года на низинном лугу (Linkola, 1935), 1 год (в большинстве случаев) на краткопоемном лугу в пойме р. Оки (Работнов, 1958). Естественно поэтому объяснить резкое снижение численности особей при переходе от ювенильного к имматурному состоянию огромной смертностью ювенильных растений. Однако, как показали многолетние наблюдения над фиксированными особями в пойме р. Оки, отмирание ювенильных особей лютика едкого может резко изменяться от года к году; в период с 1949 по 1958 г. оно варьировало по годам от 3 до 98%, составив в среднем за 9 лет 40.5% (Работнов, 1958). По годам может изменяться не только отмирание, но и численность ювенильных особей (Работнов, 1958). Поэтому наблюдавшееся в 1968 г. на лугах Звенигородской биостанции значительное превышение числа ювенильных особей по сравнению с имматурными, возможно, связано не только с большей смертностью ювенильных особей, но и с более благоприятными условиями возникновения всходов в 1968 г., нежели в 1967 г.

Для изученных популяций также характерно значительно меньшее количество имматурных особей; по сравнению со взрослыми вегетативными особями последних было больше, чем имматурных в 2.3—4.0 раза, а на лугововасильково-манжетковом лугу — даже в 11 раз. Это связано с большей длительностью пребывания особей во взрослом вегетативном, чем в имматурном состоянии, а также с тем, что в группу «взрослых вегетативных», судя по наблюдениям в пойме р. Оки, входит значительное число «генеративных» особей, пребывающих в состоянии перерыва в цветении.

Помимо того, численность имматурных особей лютика едкого подвержена значительным изменениям от года к году (Работнов, 1958), что

обусловлено различием по годам численности трех групп особей: 1) переходящих из ювенильного состояния в имматурное; 2) отмирающих в имматурном состоянии; 3) переходящих из имматурного состояния во взрослое вегетативное. Условия, определяющие численность имматурных особей в один и тот же год в различных фитоценозах, могут складываться по-разному. Вряд ли возможно поэтому по данным однолетних наблюдений заключить, что для популяции лютиково-душистоколоскового луга характерно большое, а для популяции луговоасильково-манжеткового луга малое участие имматурных особей, объясняя это большей длительностью пребывания лютика едкого в имматурном состоянии в первом фитоценозе по сравнению со вторым.

Учитывая сборность группы взрослых вегетативных особей, число имматурных растений целесообразно сравнивать с численностью всех взрослых особей. В этом случае соотношение взрослых и имматурных растений в двух популяциях было равно 5.3 : 1 и лишь в популяции луговоасильково-манжеткового луга, где число имматурных особей было очень мало, оно равнялось 20 : 1.

Изученные популяции также существенно отличались по численности группы взрослых особей и по участию в ее составе генеративных растений. Численность взрослых особей изменялась от популяции к популяции иначе, чем общее число особей. В частности, популяция калганобелоусово-манжеткового луга, характеризовавшаяся вдвое меньшим числом особей, чем популяция луговоасильково-манжеткового луга, по численности взрослых особей превосходила ее почти в 2 раза. Однако в этой популяции процентное участие генеративных особей в группе взрослых растений (19.7%) было наименьшим, в то время как в остальных популяциях оно было достаточно высоким (56.4—46.4%).

ТАБЛИЦА 2

Численность и возрастной спектр популяций лютика золотистого *Ranunculus auricomus*

Группа особей	Лютиково-душисто-колосковая		Калгано-белоусово-манжетковая		Луговоасильково-манжетковая	
	число особей на 10 м²	(то же в %)	число особей на 10 м²	(то же в %)	число особей на 10 м²	(то же в %)
Ювенильные	854	48.2	589	66.6	1211	72.0
Имматурные	278	15.8	51	5.6	187	11.2
Взрослые вегетативные . .	206	11.6	165	18.7	110	6.6
Генеративные	433	24.4	80	9.1	173	10.2
Все взрослые особи	639	36.0	245	27.8	283	18.6
Все особи	1771	100.0	885	100.0	1481	100.0

Популяции лютика золотистого. Число особей в изученных популяциях лютика золотистого значительно меньше, чем в соответствующих популяциях лютика едкого (табл. 2). Это в основном связано с меньшей численностью ювенильных особей лютика золотистого, что несомненно обусловлено тем, что его семена в основном прорастают осенью (Linkola, 1935; Perttula, 1941).[1] Лишь небольшая часть возникших осенью всходов перезимовывает и учитывается на следующий год как ювенильные растения. Этим в первую очередь можно объяснить меньшую смертность ювенильных особей лютика золотистого (в среднем за 9 лет— 14%), по сравнению с лютиком едким (40.5%), установленную в долголетних наблюдениях в пойме р. Оки (Работнов, 1958).

Для популяций лютика золотистого, так же как для популяций лютика едкого, характерна значительно меньшая численность имматурных

[1] Это подтверждается нашими наблюдениями. При изучении популяций лютика золотистого были встречены лишь единичные ювенильные особи с сохранившимися семядолями.

особей, нежели ювенильных. Однако лишь в одной популяции (на луговасильково-манжетковом лугу) наблюдалась характерная для популяций лютика едкого большая численность взрослых вегетативных особей по сравнению с имматурными растениями. В двух других популяциях число взрослых вегетативных особей лютика золотистого было меньше числа имматурных растений. Это связано не столько с малым абсолютным числом взрослых вегетативных особей, сколько с высокой (в частности, по сравнению с соответствующими популяциями лютика едкого) численностью имматурных особей. Накопление имматурных особей в популяциях лютика золотистого вряд ли можно объяснить большей длительностью периода пребывания его особей в имматурном состоянии. Судя по наблюдениям, проведенным рядом исследователей (Linkola, 1935; Perttula, 1941; Работнов, 1958), лютик золотистый мало отличается от лютика едкого по длительности виргинильного периода и по длительности пребывания его особей в имматурном состоянии. Более вероятно, что предшествующие годы наблюдений были на изученных лугах благоприятными для возникновения всходов лютика золотистого и перехода его ювенильных особей в имматурные.

Урожайность популяций лютиков едкого и золотистого

Для двух типов луга были определены запас семян лютиков в почве и урожай семян. Запас семян в почве составлял для лютика едкого на лютиково-душистоколосковом лугу 780 шт. на 10 м², а на луговасильково-манжетковом лугу — 39 680 шт. на 10 м²; для лютика золотистого соответственно 4470 и 180. К сожалению, нами не была определена жизнеспособность этих семян и потому не представляется возможным судить об их участии в составе изученных популяций.

Урожай семян обоих видов лютиков в 1968 г. был значительным — 77 760 на 10 м² на лютиково-душистоколосковом лугу и 16 300 на 10 м² на луговасильково-манжетковом лугу для лютика едкого и соответственно 9000 и 3740 для лютика золотистого. Изученные луга выкашиваются поздно, лютик золотистый успевает полностью обсемениться, в значительной части успевает обсемениться (главным образом во время сенокоса при сушке травы) и лютик едкий. Таким образом, ежегодно происходит поступление в почву значительных количеств семян обоих видов лютиков.

Между урожаем семян и их запасом в почве, а также между этими показателями и числом ювенильных растений нет прямого соответствия.

Судя по численности популяций, по участию в их составе генеративных особей, по урожаю семян, наиболее благоприятные условия для обоих видов лютиков среди изученных типов лугов были на лютиково-душистоколосковом лугу. Для этого типа луга в целях выяснения ценотической значимости отдельных возрастных групп лютиков были определены масса (вес) надземных органов и площадь листьев. Из данных о массе надземных органов (табл. 3) явствует, что основное значение в определении продуктивности популяций обоих видов лютиков имеют взрослые особи, в особенности генеративные. Участие ювенильных и имматурных особей в создании общего урожая растительной массы ничтожно, причем продукция ювенильных растений благодаря их высокой численности превышает таковую у имматурных. Средняя масса надземных органов отдельных особей закономерно возрастала при переходе от ювенильных к имматурным и особенно значительно при переходе от имматурных к взрослым вегетативным. Генеративные особи лютика едкого в среднем в 3 раза превышали по весу взрослые вегетативные особи, в то время как у лютика золотистого различий между этими группами особей не установлено. Это объясняется тем, что генеративные особи лютика едкого, помимо достаточно мощного генеративного побега, имеют хорошо развитую розетку прикорневых листьев, не отличающуюся по площади листьев от розетки листьев у взрослых вегетативных особей.

ТАБЛИЦА 3

Масса надземных органов отдельных возрастных групп особей лютиков *Ranunculus acris* и *R. auricomus* на лютиково-душистоколосковом лугу

Вид	Возрастная группа особей	Суммарный вес (в г на 10 м²)	Суммарный вес (в процентах от общей массы)	Средний вес одной особи (в г)
Лютик едкий	Ювенильные	6.5	2.4	0.0021
	Имматурные	2.1	0.7	0.013
	Взрослые вегетативные	53.7	19.2	0.15
	Генеративные . . .	219.6	77.7	0.5
	Все взрослые . . .	273.3	96.9	—
	Все особи	281.9	100	—
Лютик золотистый	Ювенильные	1.4	1.2	0.0017
	Имматурные	1.2	1.0	0.0043
	Взрослые вегетативные	37.4	33.1	0.18
	Генеративные . . .	73.3	64.7	0.17
	Все взрослые . .	110.7	97.8	—
	Все особи	113.3	100.0	—

Розетки листьев у генеративных особей лютика золотистого развиты значительно хуже, чем у взрослых вегетативных особей этого вида, а вес генеративных побегов был невелик (тем более, что учет проводился в период подсыхания этих побегов). Этим и объясняется отсутствие различий в массе надземных органов взрослых вегетативных и генеративных особей лютика золотистого.

ТАБЛИЦА 4

Площадь листьев отдельных возрастных групп особей лютиков едкого и золотистого *Ranunculus acris* и *R. auricomus* на лютиково-душистоколосковом лугу

Вид	Возрастная группа особей	Средняя высота расположения листьев (в см)	Вид листьев	Площадь листьев (в см² на 10 м²)	Площадь листьев (в % от общей площади)	Средняя площадь листьев на одну особь	Средний вес надземных органов на 1 см² листьев (в мг)
Лютик едкий	Ювенильные . .	3.5	Прикорневые . .	745*	7.7	0.25 *	8.7
	Имматурные . .	8	» . .	222*	2.3	1.5 *	11.2
	Взрослые вегетативные	16	»	2840	29.2	8.2	18.9
	Генеративные . .	—	Все листья . .	5908	60.8	13.0	37.0
	То же . . .	12	В том числе прикорневые . . .	3700	38.0	8.2	—
	» »	15—35	Стеблевые . .	2208	22.8	4.9	—
	Все взрослые особи . .	—	—	8748	90.9	—	—
	Все особи . .	—	—	9715	100.0	—	—
Лютик золотистый	Ювенильные . .	5	Прикорневые .	214*	3.0	0.25 *	6.7
	Имматурные . .	8	То же .	287	4.0	1.03	4.2
	Взрослые вегет.	15	» »	3104	43.0	15.0	12.0
	Генеративные . .	—	Все листья .	3595	50.0	8.3	20.0
	То же . .	10	Прикорневые . .	1103	15.3	2.5	—
	» »	13—15	Стеблевые . . .	2492	34.7	5.7	—
	Все взрослые особи	—	—	6700	93.0	—	—
	Все особи .	—	—	7200	100.0	—	—

Аналогичные данные получены и по площади листьев (табл. 4). Наибольшее значение в формировании общей площади листьев имеют взрослые вегетативные и генеративные особи. Однако по сравнению

* Расчетные данные, основанные на измерении площади листьев части особей.

с участием отдельных возрастных групп в урожае значимость ювенильных, имматурных и взрослых вегетативных особей в образовании общей листовой поверхности выше. Следует отметить относительно небольшую значимость листовой поверхности стеблевых листьев генеративных побегов лютиков. Основная часть общей листовой поверхности популяций лютиков формируется прикорневыми листьями и распределяется главным образом в горизонте 10—20 см от поверхности почвы.

Не имея данных о массе подземных органов, нельзя судить об эффективности работы листьев растений различных возрастных групп. Приведенные в табл. 4 данные о среднем весе (в мг) надземных органов на 1 см^2 поверхности листьев все же, по-видимому, правильно отражают увеличение эффективности работы листьев по мере перехода из одного возрастного состояния в более зрелое, что в числе прочего связано с лучшей обеспеченностью листьев светом (с увеличением высоты их расположения). Наиболее высокие значения эффективности работы листьев отмечены для группы генеративных особей. Это следует объяснить не только лучшими условиями их освещения, но и тем, что генеративные особи для построения урожая используют не только продукты фотосинтеза текущего года, но и запасные вещества, накопленные в предыдущий год или в предыдущие годы.

ТАБЛИЦА 5

Площадь листьев отдельных возрастных групп лютиков едкого и золотистого *Ranunculus acris* и *R. auricomus* на трех типах лугов

Вид	Возрастные группы	Лютиково-душистоколосковый луг		Калгано-белоусово-манжетковый луг		Лугововасильково-манжетковый луг	
		площадь листьев		площадь листьев		площадь листьев	
		(в см^2 на 10 м^2)	(в %)	(в см^2 на 10 м^2)	(в %)	(в см^2 на 10 м^2)	(в %)
Лютик едкий	Ювенильные	745	7.6	189	7.9	558	31.0
	Взрослые [1]	8970	92.4	2205	92.1	1240	69.0
	Всего	9715	100.0	2394	100.0	1798	100.0
Лютик золотистый	Ювенильные	214	3.0	147	11.1	303	18.2
	Взрослые [1]	6986	97.0	1173	88.9	1367	81.8
	Всего	7200	100.0	1320	100.0	1670	100.0

Отдельные популяции существенно отличаются по общей площади листьев (табл. 5). Во всех изученных популяциях основное значение имели взрослые особи; однако в некоторых из них (обычно менее продуктивных) доля участия ювенильных растений в формировании листовой поверхности популяций была достаточно большой (до 18—31%).

О признаках, характеризующих популяции лютиков едкого и золотистого

Отдельные ценотические популяции характеризуются общим числом особей на единицу площади и соотношением особей различного возрастного состояния (возрастным спектром) или различного возраста (возрастным составом). Для определения возрастного спектра необходимо выделение возрастных групп особей. Детальность возможного расчленения популяций на возрастные группы зависит от длительности жизни растений, от выраженности их возрастных изменений, от способа размножения. Растения различных экобиоморф поэтому могут сильно отличаться друг от друга по возможной степени дифференциации их популяций на возрастные группы.

[1] Включая имматурные.

Очевидно, что с увеличением длительности жизни возрастает возможность выделения большого числа хорошо различимых возрастных состояний. Общее направление изменения растений с возрастом выражается в постепенном нарастании мощности их надземных и подземных органов до периода жизненной кульминации, а затем (у поликарпиков) в ее снижении. Однако мощность растений и форма их надземных органов зависит не только от их возраста, но и от условий произрастания, определяющих жизненное состояние особей. Поэтому отнесение особей на основе мощности и формы их надземных органов к определенным возрастным группам нередко ведет к объединению в возрастные группы особей, значительно отличающихся по возрасту. Возрастные признаки, в особенности признаки старения, часто наиболее хорошо проявляются в подземных или приземных органах растений (выраженность отмершей части корневища, скопление отмерших побегов, накопление отмерших неразложившихся остатков и пр.). Хорошее представление о возрастном состоянии нередко можно составить по соотношению живой и отмершей части корневища. К признакам старения также можно отнести распад особей в результате разрушения центральной части подземного стеблевого органа («сенильная партикуляция»). Выраженность всех этих признаков, однако, сильно варьирует от вида к виду.

Лютики едкий и золотистый относятся к группе поликарпичных, кистекорневых, относительно недолговечных травянистых растений. Длительность их жизни, по наблюдениям в пойме р. Оки, не превышает 17—18 лет (Работнов, 1958), а большей частью 13—14 лет. Нет основания предполагать, что на изученных нами лугах они живут дольше. В пределах виргинильного периода у обоих видов лютиков можно выделить три основные группы особей: ювенильные, имматурные, взрослые виргинильные. Резких границ между ними, однако, нет, размеры и рассеченность листовых пластинок увеличиваются постепенно. По наличию остатков прошлогоднего генеративного побега от взрослых виргинильных особей можно отличить «генеративные» особи, находящиеся в состоянии перерыва в цветении. Однако перерывы в цветении у лютиков могут длиться больше одного года (Работнов, 1958), поэтому в нашей работе были выделены сборные группы «взрослых вегетативных особей». Работами сотрудников А. А. Уранова (Трулевич, 1960; Жукова, 1967; Уранов и Смирнова, 1969, и др.) показана целесообразность при изучении популяций выделения трех возрастных групп генеративных особей. Длительность генеративного периода лютиков едкого и золотистого не превышает 10 лет (Работнов, 1958). Возможно, именно поэтому не удалось выявить достаточно определенных признаков для выделения возрастных групп среди генеративных особей.

В литературе имеются указания о расчленении отдельных растений лютика едкого на две особи в результате разрушения центральной части корневища (Wehsarg, 1935, 1954; Harper, 1957), что может быть отнесено к «сенильной партикуляции». Судя по результатам десятилетних наблюдений над фиксированными особями лютика едкого в пойме р. Оки (Работнов, 1958), это происходит очень редко. В изученных нами популяциях лютика едкого и золотистого на территории Звенигородской биологической станции не встречено ни одной особи, которую можно было бы на основании морфологических признаков отнести к группе сенильных, в частности не встречено старых особей с листьями ювенильного или имматурного типа. Все это дает основание полагать, что у лютика едкого и золотистого, во всяком случае в изученных популяциях, сенильный период не выражен. Попутно можно отметить, что нам не удалось выявить достаточно четких признаков старения у обоих видов лютиков.

К важным признакам популяций следует также отнести степень устойчивости их численности и возрастного спектра. Выше уже высказывались сомнения относительно устойчивости участия ювенильных и

имматурных особей в популяциях лютиков. Очевидно, для выяснения этого вопроса необходимы многолетние наблюдения.

Для характеристики популяций также имеет значение пространственное размещение особей различного возрастного состояния (Уранов и Смирнова, 1969). Вопрос о размещении семенного потомства вокруг материнских особей был обстоятельно рассмотрен Перттулой (Perttula, 1941). В дальнейшем Т. А. Работновым (1950) было отмечено, что в зависимости от густоты расположения генеративных особей наблюдается то бо́льшая, то меньшая пространственная возрастная однородность (или неоднородность) популяций.

В изученных популяциях, в связи с большим числом генеративных особей в их составе, возрастной спектр пространственно достаточно однороден. Этому способствует и сенокосное использование лугов, обеспечивающее более равномерное распределение семян.

Приведенные выше данные дают основание отнести изученные популяции лютиков едкого и золотистого к популяциям нормального типа относительно недолговечных, размножающихся исключительно семенами, кистекорневых поликарпичных трав, с невыраженным сенильным периодом в их жизненном цикле и с пространственно однородным распределением возрастных групп особей. Есть основания предполагать флюктуационную изменчивость участия в составе этих популяций групп ювенильных и имматурных особей.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова Л. А. (1967). Изменение возрастного состава луговика дернистого *Deschampsia caespitosa* P. B. под влиянием выпаса. Научн. докл. высш. школы, биолог. науки, 8. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — Работнов Т. А. (1958). О жизненном цикле лютиков едкого и золотистого *Ranunculus acer* L. и *R. auricomus* L. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 63, 6. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Трулевич Н. В. (1960). Строение куста и состав популяций полыни тяньшаньской в ряду пастбищной дигрессии. Уч. зап. факульт. естествозн. Моск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина, 4. — Уранов А. А. и О. В. Смирнова. (1969). Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 74, 1. — Harper J. J. (1957). Biological flora of the British Isles. *Ranunculus acris* L. Journ. Ecology, 45, 1. — Linkola K. (1935). Über die Dauer und Jahresklassen-verhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wiesenstauden. Acta forestalia fennica, 42, 2. — Perttula U. (1941). Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-Hainwiesen und Hainfelsen-Vegetation. Ann. Acad. Sci. Fennic., Ser. A, 58. — Wehsarg O. (1935). Wiesenunkäuter. — Wehsarg O. (1954). Ackerunkräuter.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 8 VII 1969).

SUMMARY

The object of this study was the density and the age composition of coenotic populations of *Ranunculus acris* L. and *R.auricomus* L. in three phytocoenoses of upland meadows in the Moscow Region. The total number of specimens per 10 sq. m. in *R. acris* and *R. auricomus* varied from 1200 to 3900 and from 880 to 1770 respectively.

The participation of juvenile specimens in the populations varied from coenosis to coenosis, the ranges of variation being from 62.5 to 89.0% and from 48.0 to 72.0% in *R. acris* and *R. auricomus* respectively. For immature specimens the corresponding ranges of variation were 0.5—0.9% and 5.6—15.8% respectively, being 10.3—31.6% and 18.6—36.0% respectively for adult specimens. In both species almost the entire yield (96.9—97.8%) was composed of adult, mainly of flowering specimens.

The populations studied of both buttercup species can be characterized as the normal type populations relatively shortlived reproducing exclusively by seeds, populations of fibrousrooted polycarpic herbs with an indistinct senile period in their life cycle and a spatially uniform distribution of the age groups.

УДК 581.49 : 581.18

Е. А. Мирославов

СУБМИКРОСКОПИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗАМЫКАЮЩИХ КЛЕТОК УСТЬИЦ (К ПРОБЛЕМЕ МЕХАНИЗМА УСТЬИЧНЫХ ДВИЖЕНИЙ)

С 1 рисунком и 6 таблицами рисунков

E. A. MIROSLAVOV. THE FINE STRUCTURE OF STOMATAL GUARD CELLS (WITH SPECIAL REFERENCE TO THE PROBLEM OF THE MECHANISM OF STOMATAL MOVEMENTS)

Проведено электронномикроскопическое изучение замыкающих клеток устьиц *Solanum tuberosum* L., *Cucumis sativus* L., *Verbascum thapsus* L., *Phaseolus* sp., *Allium cepa* L., *Kalanchoe daigremontiana*. Выявлены весьма существенные различия в субмикроскопической организации устьиц исследованных растений. Различия проявляются в строении хлоропластов, эндоплазматического ретикулума, наличии или отсутствии липидных капель, содержимом вакуолей. В полностью дифференцированных замыкающих клетках устьиц листа картофеля, фасоли, коровяка и лука обнаружены микротрубочки. На основании полученных данных высказывается предположение, что у различных видов растений существуют различные механизмы регуляции тургорного давления замыкающих клеток устьиц.

В настоящее время установлено, что открывание и закрывание устьиц происходит в результате изменения тургорного давления замыкающих клеток. Однако по поводу механизма регуляции тургора устьичных клеток существуют самые различные точки зрения. Так, согласно классической теории механизма движения устьиц, на свету крахмал пластид замыкающих клеток превращается в сахара, осмотический потенциал устьиц повышается, в них поступает вода, тургор замыкающих клеток увеличивается и устьичная щель открывается. Закрывание щели происходит в обратном порядке. Сахар превращается в крахмал — вещество осмотически не активное. Сосущая сила клеток падает, они теряют тургор и устьице закрывается. Таким образом, согласно классической теории открывание устьиц должно сопровождаться уменьшением крахмала, а закрывание — его накоплением в хлоропластах замыкающих клеток. Однако имеется целый ряд работ, в которых показано, что такая закономерность наблюдается далеко не всегда. Так, например, Хит (Heath, 1949) не обнаружил разницы в содержании крахмала в клетках открытых и закрытых (путем искусственного затемнения) устьиц. Более того, было найдено, что после полудня в клетках освещенных устьиц происходило увеличение количества крахмала при неизменной ширине устьичной щели, а вечером наблюдалось его уменьшение при уменьшении ширины устьичной щели. В клетках устьиц, находящихся в атмосфере с высокой влажностью, в течение суток выявляется четкая отрицательная связь между содержанием крахмала и шириной устьичной щели, тогда как при низкой влажности воздуха открытые устьица содержат большое количество крахмала (Williams, 1952) и т. д. (см. обзор литературы Ketellapper, 1963).

В последнее время появились новые гипотезы, согласно которым регуляция тургорного давления замыкающих клеток осуществляется ак-

тивными механизмами, требующими значительной затраты энергии. Так, по теории Вильямса (Williams, 1954) закрывание устьиц связано с активным выделением воды определенными сократительными структурами при использовании энергии дыхания. Однако гипотеза Вильямса подверглась критике. Как показали исследования Хита и Орхарда (Heath, Orchard, 1956) отсутствие кислорода не препятствует, а наоборот способствует закрыванию устьиц.

По мнению Скарса и Шоу (Scarth, Show, 1951), повышение осмотического давления замыкающих клеток в процессе открывания устьичной щели происходит в результате поступления осмотически активных веществ в замыкающие клетки против градиента концентрации. Экспериментальное подтверждение последней гипотезы было получено в работе Фишера и Хсиао (Fischer, Hsiao, 1968), которые в опытах со снятым эпидермисом показали, что открывание устьичной щели связано с поглощением ионов калия замыкающими клетками. При этом количество поглощенного калия вполне достаточно для обеспечения осмотического потенциала, необходимого для открывания устьиц. Закрывание устьиц сопровождалось выделением калия из замыкающих клеток. Во время движения устьиц происходило и изменение содержания крахмала в хлоропластах замыкающих клеток. Однако это явление Фишер и Хсиао рассматривают как вторичное, возможно связанное с затратой энергии, необходимой для транспорта ионов калия. Аналогичные результаты на кормовых бобах были получены Хумбле и Хсиао (Humble, Hsiao, 1969).

Об участии активного механизма в регуляции осмотического давления замыкающих клеток свидетельствует и остановка устьичных движений при использовании различных метаболических ингибиторов (Walker, Zelitch, 1963; Zelitch, 1965).

Таким образом, в настоящее время накоплен большой фактический материал, не укладывающийся в рамки классической теории. Однако попытки создать новую теорию не привели к успеху.

Развитию представлений о механизме устьичных движений, по нашему мнению, в значительной степени препятствует почти полное отсутствие сведений о субмикроскопической морфологии различных типов устьиц. Наиболее детально изучена субмикроскопическая организация устьиц злаков (Setterfield, 1957; Brown, Jonson, 1962; Мирославов, 1966а; Pickett-Heaps, 1967; Kaufman и др., 1970), тогда как о субмикроскопической морфологии других типов устьиц имеются лишь отрывочные сведения (Pallas, 1966; Sorokin, Sorokin, 1966; Ziegler, Lüttge, 1967; Landre, 1969а, б; Pickett-Heaps, 1969).

Нами было проведено сравнительное электронномикроскопическое исследование замыкающих клеток устьиц листа *Solanum tuberosum*, *Cucumis sativus*, *Verbascum thapsus*, *Phaseolus* sp., *Allium cepa*, *Kalanchoe daigremontiana*.

Методика

Материал фиксировался 3%-м глутаровым альдегидом при комнатной температуре в течение двух часов, промывался в фосфатном буфере 30 минут, затем переносился в 2%-й осмий на 2—3 часа, обезвоживался в серии спиртов и ацетоне и заливался в эпон. У всех исследованных растений, за исключением каланхое, кусочки листьев фиксировались в вечернее время, когда устьица были закрыты. Листья каланхое брались днем, так как у этого растения устьица закрываются днем, а ночью бывают открытыми. У коровяка и картофеля, помимо закрытых устьиц, изучались и открытые.

Результаты исследования

Вначале остановимся на характеристике замыкающих клеток закрытых устьиц.

Solanum tuberosum Хлоропласты имеют довольно хорошо развитую ламеллярную систему (табл. I, *А*). Их тилакоиды, как правило, сильно раздуты. Иногда граны обладают строением, свойственным ти-

пичным хлоропластам. Матрикс пластид зернистый, в нем выявляются крупные крахмальные зерна и осмиофильные глобулы (табл. I, *А*). Эндоплазматический ретикулум развит слабо. Он в основном состоит из редко расположенных цистерн с гранулярными мембранами (табл. I, А; II, *Б*). Полости цистерн узкие. Митохондрии многочисленны. Их кристы развиты хорошо (табл. II, *Б*). Диктиосомы встречаются часто. От краев цистерн отпочковываются пузырьки, содержащие мелкозернистый, электронноплотный осадок (табл. II, *Б*). Рибосомы немногочисленны, располагаются как на мембранах эндоплазматического ретикулума, так и свободно в гиалоплазме. Гиалоплазма электронноплотная (табл. I, *А*; II, *Б*). Ядро крупное. Хроматин располагается диффузно, но около оболочки ядра образует скопления (табл. II, *Б*). Вакуолизация клеток слабая. В вакуолях, как правило, не выявляется никакого осадка (табл. I, *А*).

В цитоплазме полностью дифференцированных замыкающих клеток устьиц картофеля были обнаружены микротрубочки, они располагаются около плазмалеммы и обычно собраны в группы. В пространстве между клеточной оболочкой и плазмалеммой у открытых устьиц выявляются структуры, сходные с микротрубочками (табл. I, *Б*), они образуют скопления и нередко контактируют с плазмалеммой. Трубочки такого типа обнаружены также в обычных эпидермальных клетках и в клетках мезофилла, но здесь они встречаются значительно реже.

Cucumis sativus. Замыкающие клетки по своей субмикроскопической организации сходны с замыкающими клетками устьиц картофеля. Разница главным образом заключается в том, что в замыкающих клетках огурца не удалось обнаружить микротрубочки и подобные им структуры.

Verbascum thapsus. Пластидный аппарат устьиц представлен хлоропластами, имеющими довольно слабо развитую ламеллярную систему (табл. II, *А*). Граны обычно состоят из 3—5 тилакоидов. Ламеллярная система хлоропластов мезофилла развита значительно сильнее. Полости краевых тилакоидов в устьичных хлоропластах нередко бывают расширенными. Матрикс пластид крупнозернистый. В нем выявляются крахмальные зерна, осмиофильные глобулы и периферический ретикулум. Эндоплазматический ретикулум гранулярный. Митохондрии и диктиосомы многочисленны. Рибосом мало. Матрикс цитоплазмы электроннопрозрачный (табл. II, *А*).

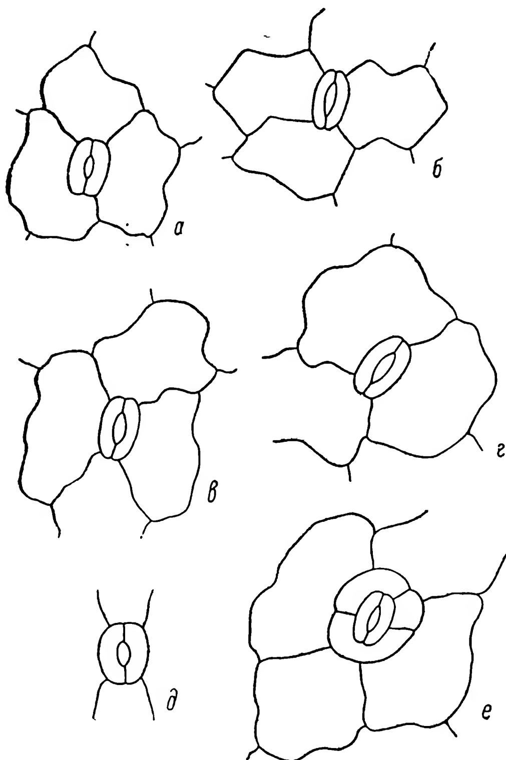
Вакуоли иногда содержат включения в виде крупных электронноплотных тел, нередко контактирующих с тонопластом (табл. II, *А*). По периферии этих тел располагаются пузырьки различных размеров (табл. II, *А*). Пузырьки такого типа встречаются также в вакуолярной полости на различных расстояниях от тонопласта; создается впечатление, что эти пузырьки передвигаются от включений к тонопласту или в обратном порядке. В замыкающих клетках коровяка выявляется довольно много крупных ломасом с плотно упакованными субъединицами. Встречаются также липидные капли (табл. II, *А*) и микротрубочки.

Phaseolus sp. В хлоропластах замыкающих клеток выявляются немногочисленные слаборазвитые граны, крупные крахмальные зерна, осмиофильные глобулы и периферический ретикулум (табл. IV, *А*, *Б*). Под оболочкой пластиды находятся скопления структур, сходных с микротрубочками (табл. IV, *Б*). Эндоплазматический ретикулум гранулярный, цистерноидного типа. Гиалоплазма электроннопрозрачная. Вакуоли мелкие. В них часто встречается тонкофибриллярный осадок. Имеются окаймленные пузырьки и крупные липидные капли.

В замыкающих клетках устьиц фасоли обнаруживаются микротрубочки (табл. I, *В*; V, *Б*). Они располагаются не только около тонопласта, но и в непосредственной близости от плазмалеммы (табл. V, *Б*).

Allium cepa. Пластиды замыкающих клеток лука не обнаруживают четко выраженной зеленой окраски под световым микроскопом, поэтому долгое время считалось, что они представляют собой лейко-

пласты. Лишь с помощью специальных методов исследования в пластидах устьиц лука удалось обнаружить хлорофилл (Shaw, 1954а). Под электронным микроскопом у них выявляются граны и межгранные тилакоиды (табл. III, *Г*; V, *А*). Таким образом, и по субмикроскопической организации пластиды устьиц лука следует идентифицировать с хлоропластами. В строме пластид обнаруживается система трубочек, расположенных как по периферии пластиды, так и в центре (табл. V, *А*, показано стрелками). В отличие от хлоропластов устьиц других растений хлоропласты замыкающих клеток лука не накапливают крахмал. Этот факт отмечался и ранее при изучении устьиц под световым микроскопом.



Общий вид устьиц листа изучавшихся растений.

а — *Solanum tuberosum*, *б* — *Cucumis sativus*, *в* — *Verbascum thapsus*, *г* — *Phaseolus* sp., *д* — *Allium cepa*, *е* — *Kalanchoe daigremontiana*.

Эндоплазматический ретикулум устьичных клеток лука развит слабо. Он представлен главным образом плоскими цистернами с гранулярными мембранами (табл. V, *А*). Аппарат Гольджи не активный. Митохондрий очень много. Нередко они образуют скопления, почти вплотную примыкая друг к другу. Полости крист широкие. В матриксе выявляются интрамитохондриальные гранулы (табл. III, *Г*; V, *А*).

Вакуолизация клеток довольно сильная. Однако здесь нет центральной вакуоли, а имеется много мелких, которые отделены друг от друга очень тонкими слоями цитоплазмы (табл. III, *Г*). Почти все вакуоли содержат электронноплотный осадок. Лишь в редких случаях выявляются мелкие вакуоли с электроннопрозрачным содержимым. Гиалоплазма электроннопрозрачная. Рибосом мало, они располагаются главным образом на мембранах эндоплазматического ретикулума. Изредка встречаются микротела, липидные капли и ломасомы, состоящие из небольшого количества субъединиц. В клетках устьиц лука выявляются микротрубочки (табл. V, *В*).

Kalanchoe daigremontiana. Хлоропласты замыкающих клеток обнаруживают слабо развитые граны (табл. VI, *А*). Их ламеллярная система в основном представлена тилакоидами, идущими параллельно оболочке пластиды. Имеется периферический ретикулум (табл. VI, *А*). В периферической зоне пластиды также выявляются структуры, напоминающие собой микротрубочки (табл. VI, *Б*). Под оболочкой пластиды располагаются кристаллические включения, по-видимому, белки (табл. VI, *Б*). В строме пластиды выявляются зерна и крупные осмиофильные глобулы (табл. VI, *А*). Эндоплазматический ретикулум развит очень сильно. Он состоит из трубчатых элементов, имеющих агранулярные мембраны (табл. VI, *А*), диаметр трубочек достигает значительных размеров. Элементы эндоплазматического ретикулума располагаются в непосредственной близости от плазмалеммы. Около пластид (табл. VI, *А*) ретикулум иногда образует обкладки, в других участках клетки он встречается реже. Аппарат Гольджи неактивный. Митохондрии многочисленные, с хорошо развитой системой крист (табл. VI, *А*). Рибосом мало. Матрикс цитоплазмы электроннопрозрачный (табл. VI, *А*). Вакуоли содержат

трубчатые включения. Встречаются микротела и липидные капли. Микротрубочки не обнаружены.

Нами было также проведено предварительное исследование замыкающих клеток открытых устьиц у листа коровяка и картофеля. Коротко охарактеризуем изменения в структуре митохондрий и гиалоплазмы, происходящие при открывании щели. Митохондрии открытых устьиц имеют значительно более электронноплотный матрикс по сравнению с закрытыми (табл. III, *А*, *Б*, *В*). Значительно плотнее становится и гиалоплазма (табл. I, *А*, *Б*; III, *А*, *Б*, *В*), увеличивается число рибосом на единицу площади и пристенный слой цитоплазмы становится тоньше: создается впечатление, что при открывании устьица из цитоплазмы выводятся определенные вещества и ее объем уменьшается.

Помимо субмикроскопической организации изучался (под световым микроскопом) и общий план строения устьиц. Оказалось, что устьица всех исследованных растений, за исключением каланхое, не имеют околоустьичных клеток, т. е. они относятся к аномоцитному типу (см. рисунок, *а—д*). Устьице каланхое окружено тремя околоустьичными клетками, одна из которых значительно меньше двух других (анизоцитный тип) (*е*).

Обсуждение

Сравнительный анализ субмикроскопического строения замыкающих клеток устьиц исследованных растений вскрывает существенные различия в их организации.

Так, хлоропласты устьиц картофеля и огурца имеют хорошо развитые граны и по строению ламеллярной системы почти не отличаются от хлоропластов мезофилла, тогда как у пластид замыкающих клеток коровяка и каланхое граны сильно редуцированы. Почти полная редукция гран наблюдается и у пластид замыкающих клеток ржи (Мирославов, 1966а) и овса (Kaufman и др., 1970).

В пластидах устьиц фасоли и каланхое обнаруживаются трубчатые структуры, не свойственные хлоропластам других растений. Имеются они и у хлоропластов конских бобов (Мирославов, 1966б). У пластид каланхое были выявлены также кристаллические включения, отсутствующие в хлоропластах устьиц остальных исследованных растений. Своеобразными особенностями строения обладают и хлоропласты замыкающих клеток лука, которые, в отличие от хлоропластов устьиц других растений, не накапливают крахмала. Кроме того, вся строма хлоропластов устьиц лука пронизана трубочками.

Таким образом, устьица девяти упомянутых видов растений насчитывают до пяти типов хлоропластов: 1) хлоропласты, близкие по своему строению к хлоропластам мезофилла листа (картофель, огурец); 2) хлоропласты с редуцированными гранами (коровяк и особенно рожь); 3) хлоропласты, имеющие кристаллические включения (каланхое); 4) хлоропласты с трубчатыми структурами, напоминающими микротрубочки (фасоль); 5) хлоропласты, не накапливающие крахмал (лук). Следует при этом указать, что у хлоропластов мезофилла листа этих растений таких различий не наблюдается, все они имеют однотипное строение.

Различную организацию имеет и эндоплазматический ретикулум. У замыкающих клеток устьиц картофеля и лука он развит слабо и представлен плоскими цистернами с гранулярными мембранами, в то время как у каланхое развит трубчатый эндоплазматический ретикулум. Различия проявляются и в том, что у одних растений (фасоль, коровяк, лук) замыкающие клетки содержат большое количество крупных липидных капель, тогда как у других (картофель) их обнаружить не удалось.

Различно и содержимое вакуолей. У замыкающих клеток картофеля и огурца они, как правило, не содержат никаких включений. У лука выявляется электронноплотный осадок. В вакуолях устьичных клеток коровяка в ряде случаев были обнаружены тела, окруженные мелкими пузырьками.

Своеобразной чертой строения зрелых устьичных клеток является присутствие в них микротрубочек. Микротрубочки были обнаружены в замыкающих клетках картофеля, фасоли, лука и коровяка. В литературе также имеются указания на наличие микротрубочек в замыкающих клетках горчицы (Landre, 1962а, б) и овса (O'Brien, 1967; Kaufman и др., 1970). Однако у устьиц огурца и каланхое эти структуры не выявлялись. Возможно, что их просто не удалось обнаружить, так как они чрезвычайно лабильны и фиксируются не всегда. Во всяком случае с полной уверенностью говорить об отсутствии микротрубочек в замыкающих клетках огурца и каланхое мы не можем.

Таким образом, электронномикроскопическое изучение замыкающих клеток устьиц ряда растений вскрыло весьма существенные различия в их организации. На основании различий в строении замыкающих клеток устьиц можно предположить, что и механизмы регуляции тургорного давления у различных видов растений могут быть разными. В пользу этого предположения свидетельствуют и различия физиологических показателей устьичной активности у разных растений. Так, например, у *Triticum* анаэробные условия способствуют закрыванию устьиц в темноте (Heath, Orchard, 1956), тогда как у *Nicotiana* отсутствие кислорода ингибирует темп закрывания устьичной щели в темноте (Walker, Zelitch, 1963). По-разному реагируют устьица различных растений и на ингибитор оксидазы гликолиевой кислоты. У *Nicotiana tabacum* (Zelitch, Walker, 1964) и *Leucanthemum lacustris* (Mouravieff, 1965) ингибитор гликолатоксидазы препятствует открыванию устьиц на свету. Устьица же *Veronica beccabunga* не реагируют на этот ингибитор (Mouravieff, 1965).

Хорошо известно влияние CO_2 на движение устьиц. Уже давно было показано и на большом количестве объектов подтверждено, что в атмосфере, лишенной CO_2, происходит открывание устьиц и в темноте, тогда как при повышенных концентрациях углекислого газа устьица закрываются (см. Katellapper, 1963). Однако у некоторых растений этого не наблюдается. Так, Хафес и Юонес (Hafez, Younis, 1969), изучая движение устьиц с помощью порометра, в ответ на удаление CO_2 из воздуха наблюдали не открывание, а закрывание устьичной щели у *Duranta plumiece*. Не обнаружилось четкой реакции движения устьиц на изменение содержания углекислоты и у *Clerodendron*. Хотя авторы объясняют такие отклонения изменением влажности воздуха в камере порометра, причина обнаруженного ими явления остается неизвестной.

По данным Шоу (Shaw, 1954б), в замыкающих клетках содержится фосфорилаза — фермент, которому сторонниками классической теории придается большое значение в механизме устьичных движений, поскольку он принимает участие в гидролизе крахмала. Однако фосфорилаза выявляется в замыкающих клетках не всех растений (Pallas, 1966), что свидетельствует о существовании определенных различий в механизме регуляции тургорного давления замыкающих клеток. Отсутствие крахмала в пластидах замыкающих клеток устьиц *Allium cepa* и его наличие в хлоропластах устьиц всех других растений также подтверждает это предположение.

Сорокина и Сорокин (Sorokin, Sorokin, 1968) обнаружили тесную связь между содержанием кислой фосфатазы, находящейся, по их данным, в сферосомах замыкающих клеток *Campanula*. На основании этого они расценивают сферосомы как неотъемлемую часть механизма устьичных движений. Однако гипотеза об участии сферосом в механизме устьичных движений не может быть распространена на все растения, поскольку, как показали наши исследования, устьица некоторых видов (картофель) не имеют структур, называемых Сорокиными сферосомами.

Таким образом, на основании сравнительного электронномикроскопического изучения замыкающих клеток устьиц ряда растений и некоторых данных по физиологии и биохимии замыкающих клеток можно предположить, что механизмы регуляции тургорного давления замыкающих клеток устьиц у различных растений, по-видимому, могут быть различными.

ЛИТЕРАТУРА

Мирославов Е. А. (1966а). Электронномикроскопическое исследование устьиц листа ржи *Secale cereale*. Бот. журн., 51, 3 : 446—449. — Мирославов Е. А. (1966б). О своеобразных структурах в пластидах замыкающих клеток устьиц листа *Vicia faba* L. Бот. журн., 51, 7 : 982—983. — Brown W. V., Sr. C. Johnson. (1962). The fine structure of the grass guard cell. Amer. Journ. Bot., 49, 2 : 110—115. — Fischer R. A., T. C. Hsiao. (1968). Stomatal opening in isolated epidermal strips of *Vicia faba*. II. Responses to KCl concentration and the role of potassium absorption. Plant Physiol., 43, 12 : 1953—1958. — Hafez M. G. A., M. E. Younis. (1969). Studies in stomatal behaviour: the effects of moving, normal and carbon dioxide-free air the stomata of some plants. Physiol. plantarum, 22, 2 : 332—337. — Heath O. V. S. (1949). Studies in stomatal behavior. II. The role of starch in the light response of stomata. Part 1. Review of literature, and experiments on the relation between aperture and starch content in the stomata of *Pelargonium zonale*. New Phytol., 48, 2 : 186—211. — Heath O. V. S., B. Orchard. (1956). Studies in stomatal behavior. VII. Effects of anaerobic conditions upon stomatal movement—a test of Williams's hypothesis of stomatal mechanism. Journ. Exper. Bot., 7, 21 : 313—325. — Humble G. D., T. C. Hsiao. (1969). Specific requirement of potassium for light-activated opening of stomata in epidermal strips. Plant Physiol., 44, 2 : 230—234. — Kaufman P. B., L. B. Petering, C. S. Yocum, a. D. Bais. (1970). Ultrastructural studies on stomata development in internodes of *Avena sativa*. Amer. Journ. Bot., 57, 1 : 33—49. — Ketellapper H. J. (1963). Stomatal physiology. Ann. Rev. Plant Physiol., 14 : 249—170. — Landre P. (1969a). Premieres observations sur l'evolution infrastructurale des cellules stomatiques de la Moutarde (*Sinapis alba* L.) depuis leur mise en place jusqu'a l'ouverture de l'ostiole. C. R. Acad. Sci. Paris, 269, D. 10 : 943—946. — Landre P. (1969б). Quelques aspects infrastructuraux des stomates des cotyledons de la Moutarde (*Sinapis alba* L.). C. R. Acad. Sci. Paris, 269, D. 11 : 990—992. — Meidner H., T. A. Mansfield. (1965). Stomatal responses to illumination. Biol. Revs., 40, 4 : 483—509. — Mouravieff I. (1965). Sur les reactions de l'appareil stomatique à l'acide α-hydroxy-2-pyridine-méthanesulfonique, inhibiteur de la glycolique oxydase. C. r. Acad. Sci. Paris, 261, 11, 21 : 4487—4489. — O'Brien T. P. (1967). Observations on the fine structure of the oat coleoptile. I. The epidermal cells of the extreme apex. Protoplasma, 63, 4 : 386—416. — Pallas J. E. (1966). Mechanisms of guard cells action. Quarter. Rev. Biol., 41, 4 : 365—383. — Pickett-Heaps J. D. (1967). Further observations on the Golgi apparatus and its function in cells of the wheat seedling. Journ. Ultrastruct. Res., 18, 3—4 : 287—303. — Pickett-Heaps J. D. (1969). Preprophase microtubules and stomatal differentiation in *Commelina cyanea*. Austr. Journ. Biol. Sci., 22, 2 : 375—391. — Scarth G. W., M. Show. (1951). Stomatal movement and photosynthesis in *Pelargonium*. II. Effects of water deficit and of chloroform: photosynthesis in guard cells. Plant Physiol., 26, 3 : 581—597. — Setterfield G. (1957). Fine structure of guardcell Wall in *Avena* coleoptile. Can. Journ. Bot., 35, 5 : 791—793. — Shaw M. (1954a). Chloroplasts in the stomata of *Allium cepa* L. New Phytol., 53, 2 : 344—348. — Shaw M. (1954б). Phosphorylase in the chloroplasts of wheat. Canad. Journ. Bot., 32, 4 : 523—526. — Sorokin H. P., S. Sorokin. (1966). The Spherosomes of *Campanula persicifolia* L. Protoplasma, 62, 2—3 : 216—236. — Sorokin N. P., S. Sorokin. (1968). Fluctuation in acid phosphatase activity of spherosomes in guard cells of *Campanula persicifolia*. Journ. Histochem. a. Cytochem., 16, 12 : 791—802. — Walker D. A., J. Zelitch. (1963). Some effects of metabolic inhibitors temperature, and anaerobic condition on stomatal movement. Plant Physiol., 38, 4 : 390—396. — Williams W. T. (1952). Studies in stomatal behaviour. II. The role of starch in the light response of stomata. 3. Quantitative relationships in *Pelargonium*. Journ. Exp. Bot., 3, 7 : 110—127. — Williams W. T. (1954). A new theory of the mechanism of stomatal movement. Journ. Exp. Bot., 5, 15 : 343—352. — Zelitch I. (1965). Environmental and biochemical control of stomatal movement in leaves. Biol. Rev., 40, 4 : 463—482. — Zelitch I., D. A. Walker. (1964). The role of glycolic acid metabolism in opening of leaf stomata. Plant Physiol., 39, 5 : 856—862. — Ziegler H., U. Lüttge. (1967). Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. Planta, 74, 1 : 1—17.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 VI 1970).

SUMMARY

An electron microscopic study of stomatal guard cells in *Solanum tuberosum*, *Cucumis sativus*, *Verbascum thapsus*, *Phaseolus* sp., *Allium cepa* and *Kalanchoe daigremontiana* was carried out. Quite substantial differences between the plants studied in the submicroscopic structure of stomata were observed. These differences pertain to the structure of the chloroplasts and of the endoplasmatic reticulum, to the content of vacuoles and also to the presence of the drops of lipids in the guard cells of some of these plants and their lack in the others.

Microtubules were observed in completely mature stomatal guard cells of most plants studied. The hyaloplasm and the matrix of mitochondria are much more dense in open stomata than in closed ones.

The data obtained suggest that different plant species possess different mechanisms for the regulation of the osmotic pressure of stomatal guard cells.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018)581.543 : 002.6 : 581.524.44

В. М. Понятовская и В. Н. Макаревич

О ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЯХ ПРИ ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ

V. M. PONIATOVSKAJA AND V. N. MAKAREVICH. ON THE PHENOLOGICAL OBSERVATIONS IN THE COURSE OF INVESTIGATIONS OF THE BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF HERBAGE COMMUNITIES

Излагается методика круглогодичных фенологических наблюдений, являющихся основной частью комплексных исследований продуктивности злаково-разнотравных луговых сообществ лесной зоны.

Необходимость подобных наблюдений с упором на выявление групп растений с одинаковым ритмом жизнедеятельности (однородным ходом нарастания и отмирания растительной массы, опадения, накопления и разложения мертвых растительных остатков) вызвана ритмической неоднородностью сообществ как сложных систем различных ценопопуляций с асинхронными ритмами развития и разновременными максимумами накопления и отмирания массы.

В сообщении излагается принятая на стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Карельский перешеек, Ленинградская область) методика фенологических наблюдений. Эти наблюдения являются основной частью комплексных исследований продуктивности луговых растительных сообществ лесной зоны [1] (Понятовская, 1969; Понятовская, Макаревич, Джалилова и др., 1970; Джалилова, 1971; Макаревич, 1971; Павлова, 1971). Необходимость начать последние с детального изучения фенологии растений была вызвана ритмической неоднородностью сообществ как сложных систем различных ценопопуляций с асинхронным ходом развития и разновременными максимумами накопления и отмирания массы. В результате работы ожидалась расшифровка особенностей биопродукционного процесса в сообществе в целом, конкретизация сроков учета общих запасов растительной массы как надземной (живой и мертвой), так и подземной, увязка их с фазами развития луга (Шенников, 1927, 1941).

В соответствии с поставленной задачей главное внимание обращалось не столько на регистрацию узловых фаз сезонного развития слагающих сообщество видов согласно общепринятой методике (Шенников, 1927, 1941, 1948; Бейдеман, 1954, 1960; Методы фенологических наблюдений..., 1966), сколько на выявление групп растений с одинаковым ритмом

[1] Природные условия района и характеристика растительности даны в работах И. В. Игнатенко (1970), В. Н. Макаревич (1970а, б).

жизнедеятельности, проявляющемся в сходном ходе нарастания, отмирания и опадения растительной массы в течение круглого года, а также в одинаковой скорости накопления и разложения растительных остатков. Опираясь на известное, но не всегда последовательно проводимое положение о том, что «фенологическое развитие растений в его обычном понимании является внешним выражением побегообразования» (Борисова, 1965 : 64), для каждого компонента сообщества с разной степенью подробности (в зависимости от степени участия вида в сложении травостоя) выяснялись особенности образования и разрушения побегов и корней. Отмечалось наличие или отсутствие у отмерших частей связи с материнским растением, а также прочность и продолжительность этой связи. Учитывая, что видовые ценопопуляции (Корчагин, 1964) представлены совокупностью разновозрастных особей (Шенников, 1941; Работнов, 1950), характеризовалось состояние не только взрослых, но и ювенильных растений, а также всходов.

Принятое за основу определение понятия «феноритмотип» (Борисова, 1965), было расширено подробной характеристикой дополнительных моментов, более полно раскрывающих ритм и темп сезонного развития растений (Дмитриев, 1934; Шенников, 1942): увеличение ассимилирующей площади (Алексеенко, 1967), кратность генераций и продолжительность жизни побегов (Серебряков, 1947, 1964; Джалилова, 1971), накопление (Сочава, Липатова и Горшкова, 1962) и отмирание (Голубев, 1963) растительной массы. Учитывались амплитуды начала и продолжительности этих процессов в зависимости от возрастных особенностей растения и погодичной изменчивости условий среды обитания.

Объектами исследования служили два близкие по составу суходольные полидоминантные луговые сообщества: разнотравно-мелкозлаковое и мелкозлаково-разнотравное, расположенные одно на супесчаных, другое на тяжелосуглинистых дерново-подзолистых почвах. На первом преобладали низовые злаки: *Anthoxanthum odoratum* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Festuca rubra* L. с большой примесью разнотравья и бобовых: *Alchimilla monticola* Opiz, *Centaurea jacea* L. и *Lathyrus pratensis* L. На втором доминировали те же виды из группы разнотравья, но с меньшим участием злаков.[1] Такой выбор объектов предполагал, что различия в механических и физико-химических свойствах почв, в их тепловом и водно-воздушном режимах, ведущие при сходном флористическом составе к различиям в соотношениях между компонентами, строении и продуктивности их травостоев, проявятся в разном ходе нарастания, отмирания и разложения растительной массы как надземной, так и подземной.

Для проведения фенологических наблюдений на обоих участках было заложено по 10 постоянных учетных площадок размером 0.25 м^2 (50×$\times$50 см) каждая. Из них 5 ежегодно скашивались в период цветения большинства видов (косимый вариант); другие 5 — с июля 1968 г. заповеданы (некосимый вариант). Перед началом исследования (осенью 1967 г.) на учетных площадках было намечено (этикетировано) по нескольку модельных особей каждого из компонентов изучаемых сообществ,[2] перед уходом их в зиму они были тщательно описаны. Отмечались: состояние вегетативных и генеративных побегов, размеры и форма появляющихся осенних листьев; глазомерно оценивалось соотношение между зелеными, желтыми и бурыми, живыми и мертвыми побегами и листьями; указывались особенности отмирания последних, положение отмерших побегов по отношению к поверхности почвы или мохового покрова (прямостоячие или полегающие), наличие и стойкость соединения отмерших органов или их частей с живым материнским растением. Особо подчеркивалось появление начальных признаков разрушения тканей и ослизне-

---

[1] Описания почвенных условий и растительного покрова этих сообществ опубликованы (Игнатенко и др., 1970; Макаревич, 1971).

[2] Фенологические наблюдения за отдельными растениями рекомендуют Г. С. Сабардина и Т. В. Гуревич (1952), В. В. Липатова и И. В. Сырокомская (1966).

ния, или поражения грибами. В подстилке на площадках раздельно выделялся опад и мертвые растительные остатки прошлых лет, анализировавшиеся (по возможности) по их видовой принадлежности и пофракционно (стебли, листья, цветки, плоды и т. п.) с указанием степени сохранности.

До появления постоянного снежного покрова (около середины декабря) фенологические наблюдения велись непосредственно на учетных площадках. Позже (с середины декабря по конец марта—начало апреля) они осуществлялись раз в две недели в траншеях, раскапываемых в снегу за территорией участка каждый раз на новом месте, которое выбиралось предварительно и маркировалось с осени специальными кольями. При выборе площадок для зимних наблюдений исходили из необходимости иметь на них как можно более полный набор изучаемых видов. По окончании работы снежный покров снова разравнивался и утрамбовывался. Для детализации и уточнения полученных сведений о состоянии растений со дна траншей бралось несколько (5—6) небольших (примерно 10×12 см) вырезок дерна. В лаборатории они размораживались в теплой воде, освобожденные от почвы растения разбирались по видам и после краткого описания каждой особи фиксировались в спирте для анатомического анализа.

Ранней весной, после таяния снега, наблюдения возобновлялись на основных площадках[1] и в период активной вегетации (с половины апреля по октябрь) проводились через каждые 5 дней. Этикетированные осенью растения рассматривались особенно внимательно. Помимо обычных показателей: кущения, стеблевания, бутонизации, колошения и т. п., у них тщательно учитывались начало и конец засыхания, отмирания и опадения отдельных частей или органов растений в течение всего периода вегетации, выявлялась специфика хода этих процессов у разных видов. Наиболее подробно фенологические наблюдения за ростом и отмиранием отдельных особей некоторых видов с определением времени возникновения и продолжительности жизни побегов проводились как в естественных травостоях, так и в питомнике А. О. Джалиловой (1971). Такие исследования сезонной и погодичной динамики растений позволят в дальнейшем дифференцированно подойти к составлению фенологических спектров для каждого вида с учетом хода накопления и отмирания его фитомассы («кривые нарастания» А. М. Дмитриева, 1934).

Как известно, ритм развития растений в сообществе определяют не только его биологические и морфологические особенности, но и свойства окружающих его компонентов (среда биотическая) и местообитания (среда абиотическая). К последним помимо почвенных и погодных условий в течение сезона активной вегетации относятся также и метеорологические условия поздней осени, зимы и ранней весны, от которых во многом зависит перезимовывание растений. Поэтому фенологические наблюдения, особенно при изучении биопродукционных процессов, должны быть обязательно круглогодичными и многолетними.

Итогом таких исследований будет: выявление ритмов биопродукционных процессов, специфичных как для отдельных компонентов (в первую очередь доминирующих), так и для изучаемых сообществ в целом и анализ феноритмотипического состава последних. Знание ритмичности развития растительного покрова и преобладающих видов определит сроки взятия образцов при количественном изучении биологической и хозяйственной продуктивности лугов. Такие наблюдения, дополненные биохимической характеристикой растительной массы по отдельным фазам сезонного развития растений, послужат исходными данными для разработки основ рационального использования растительности.

---

[1] Во время первого учета на участках местами еще лежала тонкая корочка подтаявшего снега.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. (1967). Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. — Бейдеман И. Н. (1954). Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — Бейдеман И. Н. (1960). Изучение фенологии растений. В кн.: Полевая геоботаника, II. — Борисова И. В. (1965). Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 17. — Голубев В. Н. (1963). К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова луговой степи. Бот. журн., 48, 9. — Джалилова А. О. (1971). Опыт применения биолого-морфологического метода при изучении биологической продуктивности злаков. Бот. журн., 56, 3. — Дмитриев А. М. (1934). Луговое кормодобывание. В кн.: Дмитриев А. М. и В. А. Харченко. Кормодобывание. — Игнатенко И. В. (1970). Почвы территории научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 18. — Игнатенко И. В., В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова, Е. Д. Мирошниченко. (1970). Почвы опытных участков и изменение их свойств при залужении и разных способах использования луга. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 18. — Корчагин А. А. (1964). Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. В кн.: Полевая геоботаника, III. — Липатова В. В. и И. В. Сырокомская. (1966). Травянистые растения лесов и лугов. В сб.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. — Макаревич В. Н. (1970а). Климатические условия научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 18. — Макаревич В. Н. (1970б). Растительный покров научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 18. — Макаревич В. Н. (1971). О методике и некоторых предварительных результатах по изучению биологической продуктивности луговых растительных сообществ. Бот. журн., 56, 1. — Методы фенологических наблюдений в геоботанических исследованиях. (1966). Ред. Г. Э. Шульц. — Павлова Т. В. (1971). Роль грибов в разложении растительной массы на лугах. Бот. журн., 56, 3. — Понятовская В. М. (1969). Дальнейшее развитие работ А. П. Шенникова на лугах научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Бот. журн., 54, 6. — Понятовская В. М., В. Н. Макаревич, А. О. Джалилова, В. Д. Друзина, В. П. Кириллова, Е. Д. Мирошниченко, Т. В. Павлова, И. С. Скалон, А. И. Сметанникова. (1970). Изучение первичной продуктивности луговых сообществ на научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Приозерский район Ленинградской области). Информация о работе 1967—1969 гг. Бот. журн., 55, 11. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 6. — Сабардина Г. С. и Т. В. Гуревич. (1952). Фенологические наблюдения на естественных лугах Латвийской ССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 6. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. Московск. унив., 7. — Серебряков И. Г. (1964). Жизненные формы высших растений и их изучение. В кн.: Полевая геоботаника, III. — Сочава В. Б., В. В. Липатова и А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. журн., 47, 4. — Шенников А. П. (1927). Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодск. обл. с.-х. опытн. ст., 2. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Шенников А. П. (1942). Заметки по биологии кормовых злаков. I. Группирование многолетних злаков по срокам сенокосной спелости. Сов. бот., 4—5. — Шенников А. П. (1948). К постановке фитофенологических наблюдений в заповедниках. Главн. упр. по заповед. Научно-метод. зап., 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 XII 1970)

УДК (018).002.6 : 581.526.33/.35

Н. Г. Солоневич

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ БОЛОТНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

N. G. SOLONEVICH. A CONTRIBUTION TO THE METHODS OF DETERMINATION OF THE BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF PALUDINE PLANT COMMUNITIES

Болота пользуются в Советском Союзе широким распространением и их типология достаточно хорошо разработана. В связи с развернувшимися в нашей стране и за рубежом работами по Международной биологической программе (МБП) изучению подлежат в этом отношении и болота. В статье характеризуются специфика болотных местообитаний, особенности структуры болотных растительных сообществ в надземной и подземной частях и др. Освещаются некоторые приемы и методы учета фитомассы, образуемой растительным покровом болот.

Определение на болотах биологической массы (биомассы), под которой понимается общее количество живого органического вещества в надземной и подземной сферах растительных сообществ (Лавренко, 1955; Родин и Базилевич, 1965), сопряжено с рядом трудностей, обусловленных спецификой болотных местообитаний.

Болота представляют собой весьма своеобразное природное явление. Они характеризуются рядом признаков, среди которых основными являются: постоянное избыточное увлажнение; преобладание в растительном покрове влаголюбивой растительности; наличие специфических почвенных процессов, связанных с избытком влаги и недостаточной аэрацией почвы, которые влекут за собой неполное разложение растительных остатков и их накопление (Сукачев, 1926; Аболин, 1928; Пьявченко, 1945; Богдановская-Гиенэф, 1946, и др.).

К настоящему времени типология болот и особенности географического распространения болот разных типов разработаны в СССР с достаточной полнотой. Эти вопросы освещены в большом количестве публикаций (Богдановская-Гиенэф, 1926 г., 1928, 1948а, 1948б, 1949, 1969; Кац, 1922 г., 1928, 1936 г., 1941, 1948, 1961; Цинзерлинг, 1929, 1932, 1937 г., 1938; Бронзов, 1930; Галкина, 1936 г., 1946, 1948 г., 1953 г., 1956 г., 1959, 1961, 1962; Тюремнов, 1940 г., 1949, и др.). Выявление закономерностей географического распространения болот разных типов имеет большое значение в вопросах, связанных с количественным определением биомассы, производимой их растительным покровом.

Каждому типу болот свойственны свои наборы растительных сообществ и закономерности распределения последних по территории болотного массива; вероятно, будет различной и их общая производительность.

Переходя к рассмотрению специфических особенностей обитания растений на болотах, следует прежде всего отметить самую основную — обитание на органическом субстрате. Корневые системы растений даже на болотах с небольшой мощностью торфяной залежи полностью размещены в основном в ее приповерхностной части, в значительной мере сло-

женной остатками многих поколений и ныне существующей растительности. Своеобразие ее заключается в том, что она является не только «почвой», но и частью растительного сообщества. Примером этого может служить синузия сфагновых мхов: их живая и отмершая часть, а также остатки образуют корнеобитаемый слой на обширных сфагновых болотах.

Верхний слой торфяной залежи в большинстве случаев характеризуется очень слабой гумификацией. Слагающие его растительные остатки почти полностью сохраняют все особенности своей морфологической структуры. Поэтому в этом слое часто бывает очень трудно, а иногда и невозможно различать живые подземные органы от отмерших, тем более, что отмершие части (у мхов, трав, кустарничков) продолжают сохранять связь с живой частью тела растения. В болотоведческой литературе самый верхний слой торфяной залежи принято называть очесом. По определению Э. Танненберга (1927), очесом называется верхний слой торфяника, в котором укреплены и распространены корневые системы живых растений, стебли и ветви мхов, образующие сплошную, густую дернину.

На одном и том же болотном массиве могут встретиться участки, где за верхним «живым» слоем (очесом) залегает средне- или даже хорошо разложившийся торф и участки, где за очесом следует слой неразложившегося молодого торфа. Этот слой торфа называют подстилочным, так как он, так же как и очесный слой, добывается на подстилку скоту. Все торфа со степенью разложения до 15—20% считаются подстилочными. В верхней части торфяных залежей верхового и переходного типов мощность очень слабо разложившегося торфа может достигать 1—1.5 м и более.

Таким образом, при проведении исследований, связанных с изучением биологической продуктивности, в торфяной залежи болот следует различать два слоя: самый верхний, «живой», в котором распространены корневые системы растений, и остальную часть торфяной залежи. Последняя сложена торфами различного видового состава и степени разложения, которые отражают длительную историю развития данного болотного массива от начала его образования до современного периода.

В решении вопроса о мощности корнеобитаемого слоя и присущих ему особенностях, которые характеризуют его как среду обитания цветковых растений, очень важны работы гидрологов (болотоведов) и гидрофизиков. Изучение водных, тепловых, фильтрационных и других свойств верхнего слоя торфяной залежи, а также протекающих в нем гидрологических и биохимических процессов показало, что именно в этом слое наиболее интенсивны процессы обмена веществом и энергией с окружающей средой (Иванов, 1948, 1949, 1953, 1957; Романов и Рожанская, 1948, 1949; Лопатин, 1949 г.; Романов, 1949, 1953, 1955, 1961, и др.). В результате гидрологических и гидрофизических исследований, проведенных на сфагновых болотах лесной зоны, были выявлены существенные различия между верхним слоем торфяной залежи и ее остальной частью. Это послужило основанием для разделения торфяной залежи болот на два горизонта: верхний или деятельный и подстилающий его инертный горизонт. По данным гидрологов и гидрофизиков, толщина деятельного горизонта на сфагновых болотах в растительных сообществах разного флористического состава и структуры различна. Она может быть принята равной расстоянию от поверхности болота до среднего минимального уровня грунтовых вод (Иванов, 1953).[1] Как отмечает К. Е. Иванов, разница в средних минимальных уровнях воды даже в 2—3 см создает существенные различия в стоке, испарении и увлажненности корнеобитаемого слоя. Естественно, что изменение экологических условий отражается и на ра-

---

[1] Присущее многим болотным растениям свойство развивать корневые системы в постоянно переувлажненных слоях торфяной залежи определяет всегда более значительную мощность корнеобитаемого слоя, лишь частично совмещающегося с деятельным слоем, выделяемым гидрологами.

стительности. Эти изменения могут повлечь за собой улучшение роста деревьев или их отмирание (при устойчивом повышении зеркала грунтовых вод), обусловить изменение количественных соотношений видов травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова.

Понятие о деятельном горизонте, разработанное на сфагновых болотах, не всегда применимо к болотам, находящимся на евтрофной стадии развития. В. В. Романов (1961) отмечает, что на ряде мелкозалежных низинных болот к деятельному слою относится вся залежь. Очень неопределенна верхняя граница деятельного слоя в мочажинах, залитых водой (на сфагновых болотах).

Таким образом, при постановке исследований по изучению фитомассы, производимой болотными сообществами в надземной и подземной их части, следует прежде всего установить, в слое какой мощности будет определяться содержание живого и отмершего вещества. В первом приближении мощность корнеобитаемого слоя определяется путем использования имеющихся в литературе сведений о закономерностях размещения корневых систем растений, обитающих на болотах в разных экологических условиях (Солоневич, 1956, 1962, 1970, и др.).

В формировании растительного покрова болот принимают участие виды разных жизненных форм. Особенно велико их разнообразие на сфагновых болотах, где участвуют древесные породы (хвойные и листопадные), кустарники хвойные и листопадные (виды *Salix*, *Betula*, *Juniperus communis*), кустарнички — вечнозеленые (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpa*, *O. quadripetalus*, *Vaccinium vitis-idaea*) и листопадные (*Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*), травы длиннокорневищные (*Phragmites communis*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Comarum palustre* и др., а также многие виды осок и пушиц), травы рыхло- и плотнокустовые (многие виды осок, *Eriophorum vaginatum*), мхи — гипновые, сфагновые и печоночники, лишайники, водоросли, грибы.

При сильном обводнении всего болотного массива или его отдельных частей, а также небольших пониженных участков при комплексном характере растительности образуются сообщества наиболее простые по структуре (1—2 яруса) и по видовому составу (моховые, травяные и мохово-травяные). При сильном увлажнении проточными водами формируются сообщества более богатого видового состава и более сложные по структуре. Кроме трав и мхов обычны заросли кустарничков (особенно вдоль водотоков) или формируется и древесный ярус (*Alhus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Pinus silvestris*, *Picea excelsa* и др.), в подлеске — виды *Salix*, *Betula*, *Juniperus*, *Rhamnus frangula* и др.

В топяных сообществах с древесным ярусом обычно бывает хорошо развит микрорельеф, и растительный покров имеет мозаичное или комплексное строение.

Мозаичность или комплексность растительного покрова, теснейшим образом связанные с хорошо развитым микрорельефом, — явление, широко распространенное на болотах разных типов. Чередование в пространстве сообществ, занимающих небольшие площади, усложняет учет продуктивности растительного покрова болот. С увеличением количества учетных площадок сильно возрастает количество образцов из подземной части сообщества. Разбор этих образцов, производимый вручную, очень трудоемок.

На большей части болот особенно велика роль сфагновых мхов, формирующих сплошной покров. Среди сфагновых мхов есть виды, свойственные преимущественно повышениям микрорельефа (*Sph. fuscum*, *Sph. magellanicum*, *Sph. angustifolium*, *Sph. robustum* и др.), некоторые виды образуют сплошные ровные ковры (*Sph. papillosum*, *Sph. obtusum*, *Sph. apiculatum* и др.), третьи занимают преимущественно сильно обводненные участки (мочажины) с относительно слабым движением воды (*Sph. cuspidatum*, *Sph. balticum*, *Sph. dusenii*, *Sph. lindbergii*).

Хорошо известна средообразующая роль сфагновых мхов. Их живой ковер и остатки составляют основную массу корнеобитаемого слоя.

Одной из самых своеобразных черт сфагновых болот является непрерывное нарастание вверх их поверхности. Сфагновые мхи обладают неограниченным верхушечным ростом. Ежегодно нарастая в длину на ту или иную величину в зависимости от условий увлажнения и вида сфагнума (Бегак, 1926, 1927, 1928; Кац и др., 1936), они погребают основания стволов деревьев, стволики кустарничков, базальные части с узлами кущения у трав, пни, валежины и другое мертвое органическое вещество, находящееся на поверхности мохового покрова. Это свойство в значительной мере определяет то, что опад на поверхности сфагновых болот не накапливается в больших количествах и не образует сплошного слоя в виде подстилки, хотя и состоит из частей, опавших в разные годы.

У сообитающих со сфагновыми мхами цветковых растений выработались приспособления, с помощью которых они избегают погребения. Чем интенсивнее нарастает сфагновый покров, тем выше с каждым годом закладываются у трав и кустарничков, размножающихся с помощью корневищ, почки возобновления. Так, например, у *Andromeda polifolia* новые корневищные побеги формируются всегда близ поверхности. Материнская особь со временем погребается сфагновым ковром, так как кусты ее низкорослы, и жизнь особи продолжают ее многочисленные дочерние кустики, сформировавшиеся из корневищных побегов. У всех кустарничков необычайно развита способность к образованию придаточных корней, которые образуются при полегании стволиков и соприкосновении их с поверхностью мохового покрова (полегание особенно характерно для сравнительно крупных кустарничков: багульника, хамедафне и голубики). Корни сосны избегают переувлажненных слоев корнеобитаемой зоны путем роста в стороны от корневой шейки и несколько вверх. В то время как корневая шейка дерева (относительно неподвижная точка) со временем оказывается ниже зеркала грунтовых вод, ее корневые окончания, значительно удаленные от ствола, размещаются в приповерхностной части корнеобитаемого слоя (Солоневич, 1962).

Интенсивно размножаясь и разрастаясь вегетативно, с помощью корневищ или путем укоренения полегающих стволиков, болотные кустарнички образуют на сфагновых болотах хорошо выраженный ярус. Однако распределение их пятнами разной густоты не отличается равномерностью. Большая длина погребенных стволиков кустарничков, а у некоторых из них — сильно разветвленных корневищ, свидетельствуют о значительном возрасте большинства особей. Следует отметить, что выделение отдельных особей у кустарничков крайне затруднено, за исключением самых молодых, развивающихся из семян. В большинстве случаев над поверхностью мохового покрова возвышаются лишь отдельные побеги, принадлежащие одной особи, но установить это можно лишь путем обнажения подземной части кустарничка.

Таким образом, на олиготрофных сфагновых болотах в состав подземной части растительных сообществ с наиболее сложной синузиальной структурой входят: масса сфагновых мхов и их остатков (обычно превалирующая по весу); часто обильная масса живых и отмерших пучков влагалищных листьев погребенных дерновин пушицы *Eriophorum vaginatum* и стволиков кустарничков; живые корни кустарничков и сосны, сосредоточенные преимущественно в верхней части корнеобитаемого слоя до 20 см (глубже проникают лишь корни пушицы и морошки *Rubus chamaemorus*, обычных компонентов растительного покрова сфагновых болот).

Весьма важно знать, какова мощность корнеобитаемого слоя, одинакова ли она в разных экологических условиях, каковы особенности структуры и сложения его в сообществах разного видового состава. Очевидно, что при исследованиях, связанных с определением биологической продуктивности болотных растительных сообществ, именно этот слой и нужно считать их подземной частью. Исходя из определения живого и

мертвого органического вещества, данного Е. М. Лавренко (1955), а также Л. Е. Родиным и Н. И. Базилевич (Ремезов и др., 1963; Родин и Базилевич, 1965), в подземной части болотных сообществ должен учитываться весь запас органического вещества, вся фитомасса, содержащаяся в единице объема корнеобитаемого слоя.

При определении мощности корнеобитаемого слоя по глубине проникания живых корней следует иметь в виду, особенно при использовании литературных данных, что корни одних и тех же видов растений в разных экологических условиях проникают на разную глубину. На болотах наибольшая глубина корневых систем наблюдается на участках с проточным увлажнением, особенно, если водотоки скрыты в торфяной залежи. На таких участках корни проникают до глубины 100—120 см и более. В условиях застойного увлажнения травяной покров сильно изрежен (другие ярусы цветковых растений отсутствуют) и корневые системы размещаются очень поверхностно, до глубины 25—30 см. На большей части болотных местообитаний мощность корнеобитаемого слоя не превышает 60—70 см (Солоневич, 1956, 1962, 1963). Во всех случаях масса растительных остатков, составляющих корнеобитаемый слой, с глубиной сильно уплотняется, она всегда перенасыщена водой (колебания уровня грунтовых вод происходят в пределах корнеобитаемого слоя, в ряде сообществ уровень воды постоянно находится у поверхности, а периодически и над нею). Поэтому, несмотря на казалось бы незначительную мощность корнеобитаемого слоя, определение в нем запаса живого и мертвого органического вещества сопряжено с большими трудностями. Извлечение образцов для учета из-под зеркала грунтовых вод практически возможно только с небольших глубин (до 40—50 см).

Состав растительных остатков в корнеобитаемом слое самым тесным образом связан с видовым составом современных растительных сообществ. Однако в ряде случаев, когда происходит смена одних сообществ другими, несколько более глубокая часть корнеобитаемого слоя может состоять из остатков растений, отсутствующих в современном растительном покрове или слабо представленных в нем. Следует учитывать также, что в корнеобитаемом слое болотных растительных сообществ часто наблюдается хорошая сохранность отмерших частей (корневищ, корней, стволиков кустарничков, нижней части стеблей мхов). Они по внешним признакам не отличимы или с трудом отличимы от живых подземных органов растений. Это обстоятельство весьма затрудняет выявление запасов живой подземной фитомассы, так как методика определения живых и отмерших частей растений в подземной части сообществ не разработана и морфологические признаки, по которым с достаточной достоверностью можно было бы судить о границе живой и отмершей частей растения, еще составляющих одно целое, отсутствуют. В качестве примера можно привести болотные кустарнички, у которых подземная часть многочисленных стволиков, пронизывающих толщу корнеобитаемого слоя, может иметь длину 1.5—2.0 м и более. Так же велика протяженность корневищ у вахты, шейхцерии, некоторых осок, тростника и немногих других болотных трав. Долго сохраняясь в корнеобитаемом слое не разрушенными, они ставят исследователя в затруднительное положение, ибо очень часто не легко решить, какая часть подземного органа живая и какая отмершая. Только у сфагновых мхов самая верхняя живая часть стебля измеряется несколькими сантиметрами, в пределах 5—12 см, в зависимости от вида (Корчагин, 1960а; Солоневич, 1966). Общая длина стеблей (живая+отмершая) у гидрофильных видов достигает значительной длины — 40—50 см, у всех остальных видов сфагнума она значительно меньше.

Следует отметить, что в определенном объеме массы корнеобитаемого слоя, особенно в его средней и нижней уплотненных частях, значительно преобладает мертвое органическое вещество.

Структура корнеобитаемого слоя болотных растительных сообществ разной экологии различна. В сильно обводненных частях болот, питаемых проточными водами, относительно богатыми элементами минерального

питания, обычно формируются травяные или мохово-травяные сообщества. В этих сообществах (преимущественно осоковых) верхняя часть (25—30 см) корнеобитаемого слоя представляет собой очень густое и плотное переплетение корневищ, базальных частей надземных побегов, побегов возобновления и корней, как живых, так и отмерших. Эта часть корнеобитаемого слоя имеет большое сходство с дерновым слоем луговых сообществ (Шенников, 1938 г.; Работнов, 1966). Она резко ограничена от остальной части корнеобитаемого слоя, в которой простираются корни сравнительно немногих растений или корни и корневища тростника и хвоща. Два последние вида характеризуются относительно глубоким залеганием своих корневищ. На топяных сильно засфагненных местообитаниях переходного типа максимальная насыщенность подземными органами наблюдается обычно с глубины 15—20 до 40—45 см, поэтому сама рыхлая часть сфагновой дернины почти лишена корней, а глубже 55—60 см их количество резко снижается.

При вторичном переувлажнении болотных местообитаний, связанных на сфагновых болотах с образованием мочажин, корнеобитаемый слой характеризуется слабой насыщенностью подземными частями цветковых растений. В таких мочажинах травостой разрежен и обычно образован длиннокорневищной шейхцерией (основной доминант) или плотнодерновинным растением — пушицей влагалищной. В последнем случае корнеобитаемый слой насыщен ее дерновинами, погребенными сфагнумом.

В сообществах олиготрофных сфагновых болот с относительно умеренным избыточным увлажнением корнеобитаемая зона начинается от самой поверхности головок сфагнума. Насыщение подземными частями цветковых растений более или менее равномерное, но никогда не достигает такой плотности, как на травяных (осоковых) болотах. Масса живых, но очень тонких и сильно ветвящихся корней кустарничков сосредоточена в верхней части корнеобитаемого слоя, включающей и слой живого мха (Солоневич, 1956, 1962, 1963).

При изучении продуктивности различных сообществ рекомендуется проводить раздельный учет многолетних и однолетних частей растений с выяснением возраста многолетних частей (Ремезов и др., 1963; Родин и Базилевич, 1965). В связи с этим рассмотрим основные особенности структуры органической массы в надземной части болотных растительных сообществ.

Наиболее простыми по своей структуре являются моховые, травяные (типа зарослей) и мохово-травяные сообщества, в которых представлены одна или две синузии. Среди трав преобладают виды с длинными корневищами. Надземная масса представлена зелеными побегами, которые к концу вегетационного периода полностью отмирают. Сохраняются живыми корневища и узлы кущения с побегами и почками возобновления, скрытые в верхней части корнеобитаемого слоя. У некоторых осок (*C. inflata*) часть надземных побегов формируется в конце лета и осенью, эти побеги зимуют зелеными. Весной следующего года участки травяных болот выглядят совершенно безжизненными. Бурая листва трав полегает в направлении стока, который часто бывает весной надповерхностным. При этом часть растительных остатков смывается и переносится в другие сообщества (например, в прибереговые заросли кустарников). Листья и побеги многих болотных трав полностью минерализуются в течение года. Листья и побеги осок являются более стойкими и сохраняются неразложившимися в течение двух-трех лет и более. Сухие бурые стебли тростника долго сохраняют вертикальное положение, переход в состояние опада продолжается в течение многих лет и происходит очень постепенно.

Таким образом, в надземной части травяных и травяно-моховых сообществ всегда имеется некоторый запас мертвого органического вещества — отмерших частей растения, или еще сохраняющих связь с его живой частью (ветошь), или уже утративших ее (опад). В тех сообществах, где развит моховой покров из сфагновых мхов, опад постепенно погре-

бается ими, сохраняясь в толще мохового ковра в полуразрушенном состоянии неопределенно долгое время.

В болотных сообществах более сложной структуры с древесным, кустарниковым, травяным (или травяно-кустарничковым) ярусами и хорошо развитым моховым покровом бо́льшая часть надземной биомассы образована многолетними частями растений, меньшая — однолетними, и часть фитомассы представляет собою мертвое органическое вещество. Последнее представлено сухостоем (деревьев, кустарников и кустарничков), валежником, пнями, ветошью и опадом (кора деревьев, шишки, хвоя, листья, мелкие ветви деревьев и кустарничков и т. п.).

В многоярусных сообществах учет органической массы, производимой каждым ярусом в единицу времени на единице площади, проводится раздельно, с применением разных методов. При проведении на болотах различного рода ботанических исследований необходимо учитывать, что их поверхностью считается поверхность мохового покрова (или обнаженного торфа). От этой поверхности измеряют глубину залегания корневой шейки у древесных пород и их высоту, глубину залегания уровня грунтовых вод, глубину залегания корневищ и проникновения корней и производят другие подобные измерения. Поэтому поверхность моховых болот должна оберегаться от смятия на тех участках, на которых предполагается закладывать учетные площадки. Переходы к таким участкам должны быть оборудованы, хотя бы очень примитивными мостками.

Методика учета фитомассы в травяных и травяно-моховых болотных сообществах. Учет фитомассы в травяных и мохово-травяных болотных сообществах проводится путем заложения учетных площадок размером 0.5—1 м². Закладывать их следует в середине лета, когда рост надземных побегов уже закончен и происходит только интенсивное формирование и рост подземных побегов (корневищ) и почек возобновления. Лишь у немногих растений (например, *Calla palustris* L.) моноподиальное нарастание корневища, с развертыванием все новых и новых листьев, продолжается до осени.

Количество учетных площадок определяется в зависимости от степени однородности состава и сложения сообщества. В сообществах с зарослевым типом сложения (тростниковых, хвощевых, некоторых осочниках) площадок закладывается меньше (5—10), в травостоях же с неоднородным, группово-зарослевым сложением площадок закладывается больше (15—20). В сильно разложенных травостоях из одного-двух видов даже небольшое количество учетных площадок дает незначительные колебания веса воздушно-сухой массы травостоя. Травостой срезается вровень с поверхностью мохового покрова или, при его отсутствии, — у поверхности обнаженного торфа. Так как количество видов в травяных и травяно-моховых сообществах на болотах сравнительно невелико и травостой не отличается большой густотой, рекомендуется срезать растения по видам. Когда имеется моховой покров, отдельные побеги цветковых растений хорошо разъединены и могут быть легко подсчитаны. Бурые листья и побеги прошлых лет отделяются от зеленых побегов текущего года.

Масса живых корней и корневищ, а также оснований побегов, от которых отрезана надземная часть, учитывается на этих же площадках, но размер образца при этом берется меньше (25×25 или 20×10 см), так же как уменьшается и повторность (до 3—5-кратной). Это связано с тем, что подземная часть сообщества отличается сравнительно однородным строением, а разбор вручную образцов подземной массы связан с очень большими затратами труда.

На площадках указанного размера вначале срезается дернина мхов, в зависимости от ее толщины она берется полностью или разрезается на слои толщиной в 10 см. Если уровень воды высок, глубоких монолитов взять не удается. Монолит из торфяной залежи под снятой дерниной мохового ковра вырезается острой лопатой несколько больших размеров и на всю возможную глубину. После его извлечения ему придают тре-

буемое сечение и разрезают острым ножом на слои по 5, 10 см или с учетом структуры монолита на слои неравной толщины. Все образцы соответствующим образом этикетируются и помещаются в полиэтиленовые мешочки или в другую упаковку. При разборе образцы должны быть влажными. После разбора на фракции (корневища, базальные части побегов, корни, мхи, торфянистая масса) последние высушиваются и взвешиваются в воздушно-сухом или абсолютно сухом состоянии.

Как отмечает Т. А. Работнов (1966), основная масса корней и корневищ в луговых сообществах сосредоточена в слое 0—20 см. Поэтому при изучении массы подземных органов допустимо ограничиться взятием проб до глубины 20 см. С наименьшими затратами труда пробы можно брать почвенным буром, сконструированным таким образом, чтобы извлекать образцы плотных дернин определенной площади сечения (Schuurman, Goedewaagen, 1965). Для болотных сообществ также можно использовать такие буры, но пробы надо брать, предварительно вручную сняв слой рыхлого мохового покрова (если он развит), который обычно легко сминается. Как уже отмечалось выше, на травяных и мохово-травяных болотах слой, подобный дерну луговых сообществ, имеет несколько большую мощность (25—30 см). Поэтому взятие проб буром и их разбор на соответствующие фракции неполно отразит содержание живого органического вещества, принадлежащего современному растительному покрову. В травяных и мохово-травяных болотных сообществах взять пробы с относительно больших глубин, до которых проникают корни, а у некоторых растений и корневища, не представляется возможным.

При работе с буром (Schuurman, Goedewaagen, 1965) целесообразно, начиная работу, взять не меньше 100 проб, определить в них содержание массы подземных органов и статистически обработать полученный материал. Таким путем выяснится, какое число проб брать для получения данных с определенной точностью. Однако еще раз следует подчеркнуть необычайную трудоемкость работ, связанных с разбором образцов подземной массы, полностью состоящих из органического вещества, в котором надо выделить возможные фракции живых и отмерших частей растений, принадлежащих современному растительному покрову.

В травяно-моховых болотных сообществах моховой покров может быть образован гипновыми или сфагновыми мхами.

При определении весового прироста гипновых мхов может быть использована методика, применяемая при учете массы в лесах (Арискина, 1962; Успенская, 1966; Кильдюшевский, 1970). Чаще всего с учетных площадок размером 20×20 или 10×10 см срезается только самая верхняя зеленая часть мохового ковра. Эта масса условно принимается равной годичному приросту. Однако наблюдений за нарастанием гипновых мхов очень мало, и этот метод нуждается в проверке. Прежде всего необходимо проведение массовых измерений линейного прироста гипновых мхов, а также наблюдения над их развитием в течение вегетационного периода (Тархова, 1969). Но несомненно будут иметь большое значение данные и по суммарному определению запасов зеленой и побуревшей массы гипновых мхов в единице объема. Такие определения общего запаса массы мхов проводились в некоторых типах леса Н. П. Арискиной (1962), И. М. Успенской (1966) и др. Эти запасы в разных типах леса, а в пределах последних — в разных парцеллах, сильно варьируют.

Учет годичного прироста мохового покрова показывает, что в большинстве сообществ сфагновых болот масса, образуемая сфагновыми мхами, значительно превышает массу органического вещества, создаваемого на этой же площади синузиями цветковых растений (Бегак, 1926, 1927, 1928; Солоневич, 1963).

Для определения весового годичного прироста сфагновых мхов предварительно определяется линейный прирост их особей или всей дернины в целом. Разработан ряд методов, которые позволяют определить эту величину с достаточной точностью. К числу этих методов относятся: метод перевязки стеблей сфагнума на небольшой глубине от поверхности

(1—2 см); по длине вертикальных корневищ росянки (*Drosera rotundifolia* L., ежегодно образующей новую розетку листьев на поверхности сфагнового покрова; по сосне (в возрасте до 10—15 лет); путем измерения расстояния от поверхности мохового ковра до корневой шейки и др. Эти методы подробно описаны в ряде работ (Юрьев, 1911; Бегак, 1926, 1927, 1928; Кац и др., 1936; Корчагин, 1960б). Приближенно линейный прирост сфагновых мхов может быть определен по глубине залегания опада, главным образом прошлогодних мелких листьев цветковых растений (Пьявченко, 1966 г.).

После установления величины среднего линейного прироста разных видов сфагновых мхов на разных элементах микрорельефа берут с них дернинки сфагновых мхов, отсчитывают из них по 500—1000 экземпляров и обрезают верхнюю часть, равную по длине среднему линейному приросту. Эту часть взвешивают в воздушно-сухом или абсолютно сухом состоянии. Для вычисления весового прироста сфагновых мхов на единице площади необходимо определить количество их особей на площади определенного размера, их плотность (Работнов, 1966). С этой целью на небольших площадках (100 см^2) подсчитывают количество стеблей сфагнума. Удобнее подсчет производить в лаборатории, поэтому мхи с указанных площадочек берутся в полиэтиленовые мешочки, а затем в лаборатории пересчитываются. На площадочках меньшего размера можно определить количество стебельков путем сощипывания и подсчета головок сфагнума (Герасимов, 1928, 1932 г.) непосредственно в поле.

Зная количество стеблей на единице площади и весовой прирост их у определенного числа разных видов из разных условий обитания, легко определить массу, производимую мхами на единице площади в единицу времени. Количество площадочек для учета численности мхов на единице площади, достаточное для получения достоверных данных, определяется путем пробных подсчетов на достаточно большом количестве площадочек, закладываемых на разных элементах микрорельефа. Как показали исследования Д. А. Герасимова (1928), достаточно взять по 15 площадочек (10×10 см) на повышениях и между ними, чтобы отклонение от истинного среднего не превышало 2% (величина, установленная путем обработки вариационно-статистическим методом данных с большого [50] количества площадочек). Этот же метод был использован Н. Я. Кацем и др. (1936) при проведении исследований, связанных с изучением движения поверхности торфяников и формирования микрорельефа.

Д. А. Бегаком (1928) были проведены исследования по выяснению величины весового накопления разными участками стебля сфагнового мха за год. Эти исследования показали, что часть стебля с головкой, равная по длине годичному линейному приросту, имеет больший вес, чем предшествующий отрезок такой же длины. Весовой и линейный приросты не синхронны, один предшествует другому. На основании своих исследований Д. А. Бегак (1928) полагает, что вес головок сфагнума, взятых с определенной площади, равен всему годичному урожаю мхов на этой площади. Однако более правильно, по его мнению, пользоваться таким методом: отделить головки сфагнума (участок, равный по длине 5—10 мм) у 1000 экз., а предшествующий участок стебля, равный по длине годичному линейному приросту, срéзать, высушить до постоянного веса и взвесить. Одновременно в таких же условиях определить количество стеблей сфагнума на площади в 100 см^2 (среднее с 15—30 площадок) и затем путем умножения среднего веса прироста 1000 экз. мха на количество экземпляров мха на площади 1 м^2 установить величину урожая сфагновых мхов на этой площади за год.

Методика учета биомассы в облесенных сообществах сфагновых болот. На болотах наиболее сложными по своей структуре являются сообщества с древесным ярусом. Поэтому учет органического вещества, производимого этими сообществами в надземной и подземной частях, связан с наибольшим комплексом работ, осуществляе-

мых разными методами. Раздельно учитывается фитомасса, образуемая древостоем, травяно-кустарничковым ярусом и моховым покровом.

На сфагновых болотах самой распространенной древесной породой является сосна, представленная разными экологическими формами, которые отличаются друг от друга по высоте и диаметру стволов, глубине залегания корневой шейки, предельному возрасту и ряду других признаков (Сукачев, 1905, 1926; Аболин, 1915; Кац, 1941; Солоневич, 1959, 1962). Фитомасса, образуемая древесным ярусом, учитывается на болотах методами лесной таксации (Орлов, 1929 г., 1931; Третьяков, 1931 г.; Третьяков и др., 1940; Ларгин, 1953, и др.).

Древесный ярус болотных растительных сообществ даже при относительно высокой сомкнутости (0.5—0.6) характеризуется низкими бонитетами (V, Va, Vб), большей частью сильной разреженностью и неравномерным распределением деревьев, которые образуют небольшие разновозрастные группы, чередующиеся с отдельно стоящими деревьями.

Пробные площади, на которых производится пересчет деревьев разной высоты и диаметра, а также производится выбор модельных деревьев, могут быть разной формы, но такого размера, чтобы на них в достаточном количестве нашли отражение все классы возраста. В сообществах с разреженным древесным ярусом более удобны пробные площади в виде ленточного трансекта. Ширина таких трансектов должна быть не менее 2—5 м, длина же зависит от степени пестроты растительного покрова. В связи с широким распространением на сфагновых болотах комплексности, целесообразно закладывать ленточные трансекты таким образом, чтобы они многократно пересекали облесенные и необлесенные участки. При этом учет структурных частей фитомассы (Родин и Базилевич, 1965) проводится раздельно для каждого элемента комплекса, но пробные площади в виде ленточных трансектов могут быть общими. Минимальное число таких трансектов должно быть не менее трех-пяти для каждого типа комплекса.

Определение возраста деревьев разной высоты и диаметра производится путем подсчета годичных колец на спилах, которые делаются у корневой шейки (Корчагин, 1960б; Комин, 1964). Возраст деревьев, определенный по спилам, сделанным на уровне поверхности мохового покрова или выше его, обычно бывает сильно преуменьшен. Корневая шейка у деревьев материнского полога и у подроста всегда находится на некоторой глубине в толще корнеобитаемого слоя. Наиболее глубоко (до 60—65 см от поверхности мохового покрова) расположены корневые шейки деревьев, имеющих значительный возраст. Расстоянием от поверхности до корневой шейки измеряется величина нарастания торфяника за период жизни дерева (сосны).

Исходить из этих величин для определения среднего годичного прироста торфяника за период, больший чем 20 лет, не рекомендуется (Бегак, 1927), так как верхняя часть торфяной залежи представляет собой качественно различные слои от мха до торфа. Для небольших промежутков времени (10—20 лет), за которые не успевает сильно измениться качественный состав верхней части корнеобитаемого слоя, сложенного главным образом живыми стеблями сфагнума и его остатками, которые еще слабо уплотнены, определение среднего годичного прироста массы вполне возможно. Поэтому при проведении таксации древесного яруса и подроста важно собрать достаточный материал и по глубине залегания корневой шейки у деревцов разных классов возраста. Материалы полученных измерений обрабатываются методами вариационной статистики. На основании этих данных представляется возможность рассчитать весовой годичный прирост массы мертвого органического вещества, содержащегося в единице объема подземной части сообществ с древесным ярусом из сосны (Дубах, 1925; Бегак, 1926, 1927, 1928; Герасимов, 1932 г.; Кац и др., 1936).

При учете массы корней древесных растений следует иметь в виду, что на болотах их корневые системы размещены в небольшом по мощ-

ности слое (50—60 см). Корневые окончания находятся в приповерхностной части корнеобитаемого слоя, а корневая шейка и базальные части корней — на глубине до 50—60 см, т. е. почти всегда ниже уровня болотных вод (Ларгин, 1953; Вомперский, 1959; Солоневич, 1962). Большей частью корни деревьев сильно сбежисты в своей базальной части. Длина их в сообществах с разреженным древостоем достигает 12—15 м, у подроста — 3—4 м.

При таком характере распределения корней учет их массы наиболее целесообразно проводить, используя метод горизонтальных раскопок корневых систем модельных деревьев. В сообществах с хорошо развитым древостоем этот метод комбинируется с траншейным методом. Оба метода подробно описаны П. К. Красильниковым (1960).

Мертвое органическое вещество, связанное в своем происхождении с древесным ярусом, содержится в сухостое, валежнике, пнях, а также представляет собою опад — хвою, шишки, кусочки коры, обломки тонких засохших ветвей. Сухостой учитывается на пробных площадках при таксации живого древостоя. Для учета опада закладываются специальные площадки, на которых поверхность очищается от старого опада, а затем в течение одного-двух лет опад тщательно собирается, высушивается и взвешивается (Левина, 1960; Манаков, 1962).

Подлесок в большинстве облесенных болотных сообществ отсутствует. Однако густые заросли кустарников на болотах нередко встречаются вдоль водотоков. Большей частью основными компонентами кустарниковых зарослей являются виды *Salix*, *Betula nana* (на северных болотах), *Juniperus communis* и некоторые другие. Заросли кустарников также учитываются с помощью методов лесной таксации, т. е. путем закладки небольших пробных площадей размером в 1—2 м^2, на которых срезается вся надземная масса вровень с поверхностью мохового покрова. Масса листьев учитывается путем взвешивания отдельно от стволиков. Часть последних выбирается в качестве моделей. Анализ хода роста по высоте и диаметру производится на отрезках по 5 см длиной. Эти данные позволяют установить годичный прирост массы кустарника. Такая методика была применена Д. Н. Даниловым (1958) для определения производительности ерников и ивняков. Эта методика может быть использована для определения биологической продуктивности кустарниковых зарослей и на болотах. Дополнительно закладываются площадки, на которых берутся монолиты для определения массы корней кустарников (см. Красильников, 1960).

Кустарнички пользуются широким распространением преимущественно на олиготрофных сфагновых болотах; количество видов невелико: *Ledum palustre* L., *Chamaedaphne calyculata* Moench, *Vaccinium uliginosum* L., *Andromeda polifolia* L., *Empetrum nigrum* L., *Oxycoccus quadripetalus* Gilib., *O. microcarpa* Turcz.

Кроме отмеченных видов, нередко в некоторых болотных сообществах встречаются лесные кустарнички — *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. На многих сфагновых болотах, особенно в подзонах северной и средней тайги, широко распространены низкорослые кустарники: *Betula nana* L., *Salix lapponum* L., *S. myrtilloides* L. и некоторые другие, они низкорослы и условно их также относят к травяно-кустарничковому ярусу.

Основной особенностью, свойственной всем кустарничкам, обитающим на болотах, является очень раннее отмирание главного корня (еще в стадии ювенильного развития) и существование за счет системы придаточных корней. Последние легко образуются в любой части надземных стволиков при соприкосновении ее с поверхностью мохового покрова. Благоприятствует образованию придаточных корней на большом участке надземного стволика склонность к полеганию, хорошо развитая у высокорослых кустарничков. Образование придаточных корней — очень важное биологическое свойство, которое позволяет кустарничкам существовать и

нормально развиваться в условиях постоянно идущего нарастания вверх поверхности мохового покрова.

В результате вегетативного разрастания у кустарничков формируется подземная часть в виде длинных ветвящихся стволиков с более или менее обильными придаточными корнями. Длина их может достигать 1.5—2.0 м и более; в корнеобитаемом слое они простираются в различных направлениях, наиболее старые части (отмершие) теряются в толще торфа ниже уровня болотных вод. До глубины 30—40 см на погребенных стволиках кустарничков отмершие части морфологически не отличимы от живых.

Способность к длительному нарастанию одной или нескольких скелетных осей и их значительная длина в подземной части свидетельствуют об очень большом общем (Корчагин, 1960б) возрасте кустарничков. Вероятно, он измеряется многими десятками если не сотнями лет. Методика определения их общего возраста совершенно не разработана. Возраст надземной части разных видов кустарничков может быть определен приближенно, главным образом путем использования различных морфологических признаков (Солоневич, 1956).

Для определения возраста надземной части кустарничка наиболее целесообразно использовать признаки, характеризующие особенности его ветвления и формирования кроны. Общей чертой, свойственной всем кустарничкам, является нарастание в длину за счет ежегодного образования побегов, формирующих их крону. Эти побеги развиваются либо из верхних пазушных почек прошлогодних побегов, либо последние продолжают свой моноподиальный рост. Два-три смежных прироста могут быть измерены у большого числа кустов и таким образом получена средняя длина годичного прироста у разных видов кустарничков в том или ином сообществе. Зная среднюю длину надземной части отдельных ветвящихся кустов и среднюю длину годичного прироста, можно приблизительно определить возраст надземной части кустарничка (делением средней длины надземной части на среднюю длину годичного прироста). Очевидно, такой расчет не отличается большой точностью.

Очень сильно зависит возраст надземной части кустарничков и от условий обитания. Там, где слабо выражен процесс нарастания мохового покрова (например, при сильном затенении сфагнового покрова), надземная часть у кустарничков нарастает десятки лет, обновление происходит медленно, признаки старения кустов выражены очень отчетливо. В условиях интенсивного нарастания сфагнового покрова сильные побеги в основании материнских засыхающих кустов образуются чаще.

Применяется для определения возраста надземных побегов кустарничков и кустарников также анатомический метод — на поперечном срезе с нижней приземной или подземной части стволика под микроскопом подсчитываются годичные кольца (Корчагин, 1960б; Жуйкова, 1963 г.; Полозова, 1964 г.).

Определение возраста надземной части кустарничков лишь в какой-то небольшой мере может содействовать решению вопроса о приросте массы органического вещества, образуемой кустарничками в единицу времени на единице площади. Учет массы только текущего прироста, без определения той доли, которая накапливается в древесине стволиков кустарничков, делает этот учет очень неполным.

Обилие и характер распределения кустарничков в болотных сообществах сильно варьируют. Обычно кустарнички образуют пятна довольно густых зарослей из двух-трех видов по повышениям микрорельефа. На пониженных участках обилие кустарничков заметно снижается. Неравномерность в распределении кустарничков обусловливает заложение сравнительно большого количества учетных площадок для выявления запаса их массы. Учетные площадки закладываются на разных, относительно наиболее крупных элементах микрорельефа (больших кочках, грядах, в понижениях между ними), по 10—15 в каждом расположении. Размер площадок может быть небольшим — 0.25—0.5 м^2. На болотах на

площадках такого размера большей частью будут встречены почти все виды кустарничков и трав, но обилие их будет разным. Очень удобны линейные трансекты длиной в 10—20 м, к разным частям трансекта одной стороной примыкают учетные площадки. Количество линейных трансектов должно быть не менее десяти (Понятовская, 1964). Линии трансектов используются также для учета разных форм микрорельефа и вычисления занимаемой ими площади.

На учетных площадках все кустарнички и сопутствующие им травянистые растения срезаются вровень с поверхностью мохового покрова. Удобнее срезать растения по видам с подсчетом их побегов. Масса каждого вида с соответствующей этикеткой помещается в матерчатый мешочек. Все образцы с одной площадки завертываются в один пакет. В дальнейшем листья с побегов кустарничков ощипывают, разделяя на однолетние (текущего года), двух- и трехлетние (у вечнозеленых кустарничков). Обрезаются также все побеги текущего года. В итоге надземная масса кустарничков разделяется на следующие фракции: листья (одно-, двух-, трехлетние), побеги текущего года (уже без листьев) и вся остальная масса надземных стволиков. Масса просушивается в мешочках при достаточном к ним доступе воздуха. Взвешивание производится в воздушно-сухом или абсолютно сухом состоянии.

После срезания надземной массы с поверхности учетных площадок собирается опад (опавшие листья кустарничков, тонкие веточки и т. п.). Опад древесных растений не смешивается с опадом от кустарничков.

Специальные площадки, предназначенные для сбора опада древесных растений, могут служить и для сбора опада кустарничков и немногих видов сообитающих с ними трав.

Подземная часть кустарничков учитывается на тех же учетных площадках, с которых срезалась их надземная масса. На этих площадках до глубины 50 см вырезается монолит сечением 30×30 см. Вначале снимается верхняя часть, затем вынимается нижняя. Нужно иметь широкую доску, на которой монолиту придается сечение 25×25 или 20×20 см. Только после этого острым ножом монолит разрезается на слои по 10—15 см или другой толщины. Важно отделить верхний слой, образованный целыми стеблями сфагнума (он может иметь мощность от 7—8 до 15—18 см, в таких пределах варьирует длина стеблей сфагнумов, сообитающих с кустарничками). Подземная масса складывается в полиэтиленовые мешочки. Монолиты берутся только с двух-трех учетных площадок.

Пробы подземной массы разбираются вручную в состоянии естественной влажности. Если они стали сухими, их надо увлажнить. Разбор производится на следующие фракции: корни кустарничков, корни трав, могут быть корни деревьев (сосна, береза), которые хорошо узнаются, подземные стволики кустарничков, от которых корни отделяются, корневища морошки (если этот вид встречается в сообществе, то его подземные органы хорошо отличимы), пучки влагалищных листьев пушицы (можно различать живые и отмершие), масса сфагновых мхов, стебли которых сохраняют целостность (условно живые), масса оторфованных остатков мхов.

Эти фракции также высушивают до постоянного веса (воздушно-сухого или абсолютно сухого) и затем взвешивают. Путем расчетов и суммирования данных о приросте органического вещества, образуемом разными ярусами, определяется общая продуктивность растительного сообщества, производимая им в единицу времени, а также содержание в нем общих запасов надземной и подземной фитомассы.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. (1915). Болотные формы сосны *Pinus silvestris* L. Тр. Бот. музея АН, 14. — Аболин Р. И. (1928). К вопросу о классификации болот Северо-западной области. — Андреев В. Н. (1966). Особенности зонального распределения фитомассы на восточно-европейском севере. Бот. журн., 51, 10. — Арискина Н. П. (1962). Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоце-

нозов Татарской республики. Бот. журн., 47, 5. — Бегак Д. А. (1926). К вопросу о приросте верховых торфяников. Торфяное дело, 9. — Бегак Д. А. (1927). О приросте торфяников. Торфяное дело, 1. — Бегак Д. А. (1928). Прирост торфяника «Галицкий мох». Тр. Н.-и. торф. инст., 1. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1928). Растительный покров верховых болот русской Прибалтики. Тр. Петергофск. естеств.-научн. инст., 5. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1946). О некоторых основных вопросах болотоведения. Бот. журн., 32, 2. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1948а). Типы верховых болот СССР. Тр. II Всесоюзн. географ. съезда, III. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1948б). Закономерности развития Полистово-Ловатского болотного массива. Почвоведение, 8. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1949). О классификации болотных массивов. Вестн. Ленингр. унив., 7. — Борисова И. В. и Т. А. Попова. (1966). Значение исследования биолого-морфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности. Бот. журн., 51, 9. — Бронзов А. Я. (1930). Верховые болота Нарымского края. Тр. Н.-и. торф. инст., 3. — Вомперский С. Э. (1959). Особенности строения корневых систем *Pinus silvestris* L. на осушенных торфяных почвах. Бот. журн., 44, 1. — Галкина Е. А. (1946). Болотные ландшафты и принципы их классификации. Сб. научн. работ Бот. инст. АН СССР, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). — Галкина Е. А. (1955). Болотные ландшафты лесной зоны. Географ. сборник, VII. — Галкина Е. А. (1959). Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации. Тр. Карельск. фил. АН СССР, XV. — Галкина Е. А. (1961). Применение аэрометодов при изучении структуры элементов географического ландшафта (на примере болотных ландшафтов). В сб.: Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях. — Галкина Е. А. (1962). Особенности картирования растительного покрова болотных массивов (с применением материалов аэрофотосъемки). В сб.: Вопросы картографии растительности. — Герасимов Д. А. (1927). Методы стационарного изучения растительности верхового болота. Тр. Совещания геоботаников-луговедов 17—22 марта 1927 г. при Гос. лугов. инст. — Герасимов Д .А. (1928). Материалы по изучению растительного покрова на верховом болоте. Тр. Н.-и. торфяного инст., 1. — Голубев В. Н. (1963). К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова луговой степи. Бот. журн., 48, 9. — Данилов Д. Н. (1958). Производительность ерников и ивняков в восточной части Большеземельской тундры. Бот. журн., 43, 3. — Дубах А. Д. (1925). Рост мохового покрова и накопление торфа в Горецкой лесной даче. Торф. дело, 6. — Иванов К. Е. (1948). О фильтрации в поверхностном слое выпуклых болотных массивов. Метеорология и гидрология, 2. — Иванов К. Е. (1949). Сток с системы верховых болотных массивов. Тр. ГГИ, 13 (67). — Иванов К. Е. (1953). Гидрология болот. — Иванов К. Е. (1957). Основы гидрологии болот лесной зоны. — Кац Н. Я. (1928). О типах олиготрофных болот европейской части СССР и их широтной и меридиональной зональности. Тр. Н.-и. инст. при физ.-мат. фак. МГУ. — Кац Н. Я. (1934). К изучению строения и методике учета торфоподстилочного слоя. Торфяное дело, 1. — Кац Н. Я. (1937). Типы болот и их размещение на территории европейской части СССР. Землеведение, XXXIX, 4—5. — Кац Н. Я. (1941). Болота и торфяники. — Кац Н. Я. (1948). Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. — Кац Н. Я. (1961). О выпуклых болотах побережий морей на западных границах СССР. Бюлл. МОИП, LXVI (2). — Кац Н. Я., М. М. Кириллович и Н. В. Лебедева. (1936). Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа. Землеведение, 38, 1. — Кильдюшевский И. Д. (1970). Опыт определения массы мха *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindl. по его высоте и проективному покрытию. Бот. журн., 55, 9. — Комин Г. Е. (1964). Методика определения возраста деревьев в заболоченных лесах. Зап. Свердловск. отд. ВБО, 3. — Корчагин А. А. (1960а). Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников. Полевая геоботаника, II. — Корчагин А. А. (1960б). Определение возраста деревьев умеренных широт. Полевая геоботаника, II. — Красильников П. К. (1960). Методика изучения подземных органов деревьев, кустарников и лесных сообществ при полевых геоботанических исследованиях. Полевая геоботаника, II. — Куркин К. А. (1967). Основные эколого-ценотические особенности эдификаторов торфяных лугов (травяных болот) Барабинской лесостепи. Бот. журн., 52, 1. — Лавренко Е. М. (1955). Об изучении продуктивности наземного растительного покрова. Бот. журн., 40, 3. — Ларгин И. Ф. (1953). Исследование древесного яруса на верховых болотах. Тр. Инст. леса АН СССР, XIII. — Левина В. И. (1960). Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове. Бот. журн., 45, 3. — Мазинг В. В. (1960). Развитие географических комплексов верховых болот Эстонии. Уч. зап. Латвийск. гос. унив. им. П. Стучки, XXXVII, Географ. наука, IV, 34. — Малышева Т. В. (1970). К методике разграничения живых и мертвых частей у мхов при учете их фитомассы. Бот. журн., 55, 5. — Манаков К. Н. (1962). Характеристика растительного опада в некоторых лесных насаждениях Мурманской области. Бот. журн., 47, 8. — Марченко А. И. и Е. М. Карлов. (1961). Об изучении запасов растительной массы в ельниках-зеленомошниках северной тайги. Бот. журн., 46, 8. — Нейштадт М. И. (1937). К вопросу о детальном исследовании болот для колхозов и совхозов. Сов. бот., 1. — Нейштадт М. И. (1938). Торфяные запасы Азиатской части СССР с учетом торфя-

ного фонда всего СССР и принципами его районирования. Тр. Центр. торф. оп. ст., IV. — Орлов М. М. (1931). Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. —Перфильев И. А. (1963). Карликовая березка архангельских тундр. Бот. журн., 48, 8. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. Полевая геоботаника, III. — Пьявченко Н. И. (1945). Болото и торфяник. Сов. бот., 1. — Пьявченко Н. И. (1960). Биологический круговорот азота и зольных веществ в болотных лесах. Почвоведение, 6. — Пьявченко Н. И. (1963). Лесное болотоведение. — Работнов Т. А. (1966). Изучение травяных биогеоценозов. В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. — Ремезов Н. П., Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич. (1963). Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота наземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса. Бот. журн., 48, 6. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1964). Биологическая продуктивность основных типов растительности северного полушария Старого Света. ДАН, 157, 1. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Романов В. В. (1949). Водные свойства сфагнового очеса. Тр. ГГИ, 13 (67). — Романов В. В. (1953). Исследование испарения со сфагновых болот. Тр. ГГИ, 39 (93). — Романов В. В. (1955). К вопросу о зависимости между капиллярными и фильтрационными свойствами в крупнопористых бесструктурных грунтах. Тр. ГГИ, 48 (102). — Романов В. В. (1961). Гидрофизика болот. — Романов В. В. и О. Д. Рожанская. (1948). Опыт исследования физических свойств промерзшего слоя болот. Тр. ГГИ, 7 (61). — Романов В. В. и О. Д. Рожанская. (1949). Тепловые свойства сфагнового очеса. Тр. ГГИ, 13 (67). — Солоневич Н. Г. (1956). Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. — Солоневич Н. Г. (1959). К вопросу об экологических формах болотной сосны *Pinus silvestris* L. В сб.: Торфяные болота Карелии, 15. — Солоневич Н. Г. (1962). Корневая система болотной сосны. Проблемы ботаники, VI. — Солоневич Н. Г. (1963). Структура и продуктивность болотных сообществ. Тр. БИН АН СССР, сер. III (Геоботаника), 15. — Солоневич Н. Г. (1966). К биологии сфагновых мхов. Бот. журн., 51, 9. — Солоневич Н. Г. (1970). Численность и фитомасса сфагновых мхов в болотных сообществах восточно-европейской лесотундры. В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. — Сукачев В. Н. (1905). О болотной сосне. Лесной журн., 3. — Сукачев В. Н. (1926). Болота, их образование, развитие и свойства. — Танненберг Э. (1927). Об очесе. Торфяное дело, 1. — Тархова Т. Н. (1969). Изучение динамики роста и разрастания некоторых зеленых мхов. Бот. журн., 54, 7. — Третьяков Н. В., П. В. Горский, В. Е. Шульц. (1940). Справочник таксатора. — Тюремнов С. Н. (1949). Торфяные месторождения и их разведка. — Успенская И. М. (1966). Определение массы мохового покрова в биогеоценозах широколиственно-еловых лесов в связи с их парцеллярной структурой. Бот. журн., 51, 12. — Цинзерлинг Ю. Д. (1929). Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры. Изв. Главн. бот. сада СССР, XXVIII, 1—2. — Цинзерлинг Ю. Д. (1932). География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Тр. Геоморф. инст. АН СССР, 4. — Цинзерлинг Ю. Д. (1938). Растительность болот. В кн.: Растительность СССР, 1. — Шадрина Н. И. (1968). Продуктивность надземной биомассы болотных лесов Тавдинского Зауралья. Лесоведение, 4. — Юрьев М. М. (1911). К вопросу о взаимоотношениях между приростом сосны и сфагнового покрова в различных формациях моховых болот. Тр. студенч. научн. кружков Петербургск. унив. — Schuurman Y. Y., Goedewaagen M. A. J. (1965). Methods for the examination of root systems and roots.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 X 1970).

СООБЩЕНИЯ

УДК 634.948 : 633.872 (478)

Ю. Р. Шеляг-Сосонко

ДУБОВЫЕ ЛЕСА ПОДОЛИИ

U. R. SHELIAG-SOSONKO. THE OAK-WOODS OF PODOLIA

Приводится краткая оригинальная геоботаническая характеристика 26 ассоциаций дубовых лесов. Предлагается деление их на три эколого-генетических звена: ацидофильное, нейтрофильное и базифильное. Флористический состав каждого из звеньев анализируется в отношении принадлежности к определенному ценотическому элементу.

Подолия расположена на крайнем западе Украины и переходит непосредственно в Люблинскую возвышенность. С севера она ограничена Малым Полесьем, с юга — Прикарпатьем по р. Днестру. Восточную границу Подолии К. И. Геренчук (1950), В. Г. Бондарчук (1959) и П. Н. Цысь (1962) проводят по линии распространения морских неогеновых отложений (города Шепетовка—Староконстантинов—Могилев-Подольский). В орографическом отношении Подолия является сильно расчлененной возвышенностью с наиболее высокой точкой, равной 473 м. Климат территории умеренно континентальный. Среднегодовое количество осадков равно 600—650 мм с повышением до 750 мм в западной части и уменьшением до 500 мм в юго-восточной части. В почвенном покрове в центральной и восточной частях преобладают глубокие малогумусовые черноземы и оподзоленные черноземы. Значительно реже встречаются темносерые и светлосерые оподзоленные почвы. В западной части наиболее распространенными являются светлосерые, серые и темносерые оподзоленные почвы. Изредка встречаются дерново-подзолистые почвы.

Рассматриваемая территория относится к двум областям (зонам): широколиственно-лесной и лесостепной. Границу между ними мы проводим по восточной окраине Ополья и юго-восточной окраине Кременецкой возвышенности (Шумское—Зборов—Козова—Подгайцы — западнее Бучача и до р. Днестра).

Естественная растительность представлена на Подолии дубово-грабовыми, дубовыми и буковыми лесами, занимающими около 11% территории, остальные типы растительности сохранились плохо.

Дубовые леса в различных лесхоззагах занимают от 15 до 45% лесопокрытой площади. Основные массивы их сосредоточены в южной и северо-восточной частях Подолии. Имеющиеся в работах П. П. Кожевникова (1931), П. С. Погребняка (1931), Шафера (Szafer, 1935) и Ф. А. Гриня (1950) данные о дубовых лесах рассматриваемой территории имеют отрывочный характер. В силу недостаточной изученности не нашли эти леса надлежащего освещения и в обстоятельной монографии Г. И. Дохман (1969). Нами эти леса были исследованы в 1965—1968 гг., на основе чего и дается их краткая характеристика.

В статье рассматриваются только фитоценозы, имеющие одноярусный древостой, образованный *Quercus robur* L., и хорошо сформированный ярус подлеска.

Дубовые леса Подолии мы делим на три эколого-генетических звена. Каждое из них характеризуется определенными экологическими условиями, генетическими связями, флористическим составом и имеет свой ареал. Это ацидофильные дубовые леса, нейтрофильные дубовые леса и базифильные дубовые леса. Первые распространены главным образом в северной части Западной и Центральной Европы, а последние — в южной. Нейтрофильные дубовые леса характерны для средней части Западной и Центральной Европы.

Ацидофильные дубовые леса на Подолии встречаются изредка небольшими участками только на Росточье и в северной части территории на границе с Полесьем. Они занимают ровные, слегка сниженные участки с дерново-слабо- или среднеподзолистыми супесчаными почвами, гумусово-элювиальный горизонт которых имеет pH (солевое), равное 3.4—5.1%, и содержание гумуса, равное 2.3—3.85%. Представлены они тремя ассоциациями: Quercetum coryloso-majanthemosum, Q. coryloso-caricosum (brizoidis) и Q. coryloso-oxalidosum. Первая из них занимает наиболее бедные и легкие (глинисто-песчаные) почвы и является переходной между дубовыми и дубово-сосновыми лесами. Последняя ассоциация занимает наиболее богатые и наименее кислые почвы. Древостой этих ассоциаций имеет сомкнутость крон 0.7—0.9 и в возрасте 90—120 лет II, реже III бонитет. Образован он *Quercus robur* с незначительной (менее 0.1) примесью *Betula pendula* Roth, *Tilia cordata* Mill., *Pinus silvestris* L., *Populus tremula* L., изредка *Carpinus betulus* L., *Malus silvestris* Mill. и *Cerasus avium* (L.) Moench. Подлесок (0.3—0.6) образует *Corylus avellana* L., с участием *Euonymus verrucosa* Scop., *Frangula alnus* Mill., *Sorbus aucuparia* L., *Thelycrania sanguinea* (L.) Fourr., *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Sambucus racemosa* L. Травостой (40—60% покрытия) образуют: *Carex brizoides* Juslen. (40%), *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt (30%), *Oxalis acetosella* L. (20%), *Asperula odorata* L. (10%), *Aegopodium podagraria* L. (5%), *Galium schultesii* Vest. (5%) и другие виды с проективным покрытием меньше 5% (здесь и ниже указывается средняя величина проективного покрытия). Количественно во флоре перечисленных ассоциаций преобладает неморальный (балтийский) элемент. По мнению Ю. Д. Клеопова (1941), основное ядро этого элемента отчеканилось в плиоцене и тесно связано в своих экологических требованиях с насаждениями, образованными эдификаторами из таких родов, как *Fagus* L., *Carpinus* L., *Tilia* L., *Abies* Mill. и др. В настоящее время часть видов неморального элемента экологически и географически связана преимущественно с буковыми, дубово-грабовыми и пихтовыми лесами. Эту группу видов неморального элемента атлантического и субатлантического климата Западной и Центральной Европы, встречающуюся в дубовых лесах Украины, мы относим к фагетальному ценоэлементу. Вторая группа видов неморального элемента встречается не только в упомянутых лесах Западной и Центральной Европы, но и в тенистых лесах Восточной Европы, продвигаясь далеко на восток за пределы ареала буковых лесов. Экологически и географически на территории Восточной Европы они связаны преимущественно с дубово-липовыми, елово-липовыми и липовыми лесами и обычно доходят до Урала, а в некоторых случаях имеют островные местонахождения и за Уралом. Эта группа видов является непосредственным дериватом тургайского теневого комплекса, занимавшего, как известно, умеренную зону Евразии. Отдельные представители группы и сейчас еще имеют евросибирский и даже евродальневосточный, как у *Asperula odorata*, ареал. Эту группу видов неморального элемента мы выделяем пока условно как тилиетальный элемент. Во флористическом составе рассматриваемых ассоциаций он наиболее многочислен и представлен *Euonymus verrucosa*, *Corylus avellana*, *Thelycrania sanguinea*, *Padus racemosa*, *Stellaria holostea* L., *Aegopodium po-*

agraria, *Milium effusum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asperula odorata*, *Galium schultesii*, *Asarum europaeum* L., *Geum urbanum* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Mycelis muralis* (L.) Dum., *Hepatica nobilis* Garsault, *Veronica chamaedrys* L., *Ranunculus cassubicus* L., *Orobus vernus* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Pulmonaria obscura* Dum., *Epilobium montanum* L., *Sanicula europaea* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Convallaria majalis* L. и другими видами. Значительную роль в этих лесах играет и вакциниетальный ценоэлемент, выделенный Ю. Д. Клеоповым (1941). Он представлен *Oxalis acetosella*, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Majanthemum bifolium*, *Lusula pilosa* (L.) Willd., *Trientalis europaea* L., *Rubus saxatilis* L., *Dryopteris linneana* C. Chr., *Dryopteris spinulosa* Kuntze, *Sorbus aucuparia*, *Pyrola rotundifolia* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke и другими видами, чем это звено отличается от нейтрофильного и базифильного. Характерной чертой этого звена является наличие фагетального ценоэлемента, связанного с буковыми лесами Средней Европы. К нему мы относим *Cerasus avium* (L.) Moench, *Acer pseudoplatanus* L., *Sambucus racemosa*, *Astrantia major* L., *Aposeris foetida* (L) Less., *Gentiana asclepiadea* L., *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop., *Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit!, *Geranium phaeum* L., *Primula elatior* (L.) Hill., *Salvia glutinosa* L., *Festuca altissima* All., *Aruncus vulgaris* Raf. и др. Кверцетальный ценоэлемент, по мнению Клеопова (1941), предложившего этот термин, связан своим происхождением со светлыми субсредиземноморскими дубравами. В рассматриваемых ассоциациях он представлен только видами с широкой экологической амплитудой. В силу своей пластичности они продвинулись значительно севернее субсредиземноморских кверцетальных видов, характерных для базифильных дубовых лесов и отсутствующих в ацидофильных. К ним мы относим *Galium vernum* Scop., *Clematis recta* L., *Potentilla alba* L., *Betonica officinalis* L., *Melica nutans* L., *Dactylis glomerata* L., *Orobus niger* L., *Euphorbia angulata* Jacq., *Trifolium alpestre* L., *Clinopodium vulgare* L., *Melittis melissophyllum* L. и др. Холодостойкая светолюбивая лесная флора сформировалась, по мнению Клеопова (1941), в приполярных странах и высоких горах за пределами оптимума лесопроизрастания. Этот комплекс был им назван бетулярным ценоэлементом. Так этот комплекс видов понимает и А. А. Ниценко (1969). В нашем случае он представлен только несколькими видами: *Lilium martagon* L., *Solidago virgaurea* L., *Cimicifuga foetida* L., *Calamagrostis arundinancea* (L.) Roth и *Veratrum lobelianum* Bernh.

Нейтрофильные дубовые леса на Подолии распространены главным образом в лесостепной части, где занимают ровные, слегка выпуклые участки и пологие склоны. На территории лесной зоны они встречаются изредка на склонах крутизной от 10 до 30°. Почвы под нейтрофильными дубовыми лесами от светлосерых до темносерых оподзоленных суглинков с pH гумусово-элювиального горизонта, равным 4.7—6.1, и содержанием гумуса 2.4—5.2%. Представлены эти леса 14 ассоциациями: Quercetum coryloso-stellariosum, Q. coryloso-asperulosum, Q. coryloso-caricosum (pilosae), Q. coryloso-galeobdolosum, Q. coryloso-convallariosum, Q. coryloso-aegopodiosum, Q. coryloso-asarosum, Q. coryloso-geosum, Q. franguloso-asarosum, Q. franguloso-geosum, Q. thelycranioso-stellariosum, Q. thelycranioso-caricosum (montanae), Q. thelycranioso-aegopodiosum, Q. thelycranioso-asarosum. Первые две из них встречаются как на светлосерых оподзоленных почвах, так и на дерново-слабоподзолистых и занимают промежуточное положение между ацидофильными и нейтрофильными дубовыми лесами. Последние три ассоциации встречаются только на темносерых оподзоленных почвах и наиболее близки к базифильным дубовым лесам. Древостой перечисленных ассоциаций имеет сомкнутость крон 0.8—0.9, изредка 0.7 или 1.0 и продуктивность I—II бонитета в возрасте 70—140 лет. Образует его *Quercus robur*, с незначительным участием *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* L., *Betula pendula, Populus tremula*, *Cerasus avium*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides* L., *Ulmus scabra* Mill., изредка — *Fagus silvatica* L., *Acer pseudoplatanus*. Подлесок (0.2—

0.6) у различных ассоциаций образуют *Corylus avellana*, *Frangula alnus* и *Thelycrania sanguinea* (L.) Fourr. с участием *Padus racemosa*, *Euonymus verrucosa*, реже — *Daphne mezereum* L., *Sambucus racemosa*, *Sorbus aucuparia* L., *Prunus spinosa* L., *Crataegus ucrainica* Pojark., *Rosa canina* L., *Acer tataricum* L., *Viburnum lantana* L., *Staphylea pinnata* L., *Euonymus europaea* L. и *Lonicera xylosteum* L. Травостой (25—55%) образуют *Carex pilosa* Scop. (40%), *Geum rivale* L. (40%), *Stellaria holostea* (35%), *Aegopodium podagraria* (30%), *Convallaria majalis* (30%), *Carex montana* L. (30%), *Asperula odorata* (25%), *Galeobdolon luteum* (20%), *Asarum europaeum* (20%), *Sanicula europaea* L. (10%), *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (5%), *Viola mirabilis* L. (5%), *Galium schultesii* (5%) и другие виды с проективным покрытием меньше 5%. В отличие от ацидофильных дубовых лесов нейтрофильные дубовые леса характеризуются усилением роли тилиетального и кверцетального элементов и резким ослаблением роли вакциниетального и фагетального элементов. Последние встречаются преимущественно в ассоциациях Quercetum coryloso-stellariosum и Q. coryloso-asperulosum. Тилиетальный элемент представлен: *Daphne mezereum* L., *Euonymus europaea*, *Brachypodium silvaticum* (Huds.) Beauv., *Zerna benekenii* (Lange) Lindm., *Actaea spicata* L., *Circaea lutetiana* L., *Campanula trachelium* L., *C. rapunculoides* L., *Carex pilosa*, *Poa nemoralis* L., *Paris quadrifolia* L., *Primula veris* L., *Urtica dioica* L., *Stachys sylvatica* L., *Viola sylvestris* Lam., *Astragalus glycyphyllus* L., *Carex digitata* L., *Ajuga reptans* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All. и видами, указанными для ацидофильных дубовых лесов. Кверцетальный элемент, кроме уже упомянутых ранее видов, представлен: *Viburnum lantana*, *Acer tataricum*, *Staphylea pinnata* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Scutellaria altissima* L., *Carex montana*, *Campanula persicifolia* L., *Stachys recta* L., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Willd., *Vincetoxicum officinale* L., *Pulmonaria angustifolia* L., *P. mollissima* Kern., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Thalictrum minus* L., *Coronilla varia* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Serratula heterophylla* Desf. и др.

Базифильные дубовые леса распространены в южной (Приднестровской) части Подолии, где занимают, как правило, верхние части склонов южной экспозиции крутизной 10—50°. Значительно реже они встречаются в плакорных условиях. Почвы под этими лесами черноземные оподзоленные суглинки или дерново-карбонатные (рендзины). Гумусовый горизонт их имеет pH, равный 6.1—7.42, и содержит гумуса 4.6—9.1%. Представлены базифильные дубовые леса Подолии девятью ассоциациями: Quercetum coryloso-caricosum (brevicollis), Q. cornoso-caricosum (pilosae), Q. cornoso-stellariosum, Q. cornoso-convallariosum, Q. cornoso-galeobdolosum, Q. cornoso-poosum (nemoralis), Q. cornoso-caricosum (michelii), Q. cornoso-caricosum (brevicollis) и Q. cornoso-lithospermosum. Если ацидофильные и нейтрофильные дубовые леса занимают свежие, влажные и даже сырые местообитания, то базифильные дубовые леса приурочены к сухим и очень сухим местообитаниям, в силу чего после рубок главного пользования они возобновляются очень плохо и в настоящее время на территории Подолии почти исчезли. Суммарная площадь отдельных сохранившихся массивов этих лесов не превышает 1000 га и сосредоточена в Бучачском, Каменец-Подольском и Могилев-Подольском лесхоззагах. Древостой перечисленных ассоциаций имеет сомкнутость крон 0.6—0.8, изредка 0.5 и продуктивность III—IV, реже V—Va бонитета. Образован он *Quercus robur* с незначительным участием *Acer campestre* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Ulmus scabra*, *U. suberosa* Moench, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea* Liebl., *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Malus silvestris* и *Acer platanoides*. Подлесок (0.3—0.7) образует *Cornus mas* или у первой ассоциации — *Corylus avellana* с участием *Thelycrania sanguinea*, *Acer tataricum*, *Viburnum lantana* L., *Euonymus verrucosa*, *Staphylea pinnata* L., *Lonicera xylosteum*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica* L. и *Crataegus lipskyi* Klok. Травостой (25—45%) образуют: *Carex brevicollis* DC. (35%), *Stellaria holostea* L. (35%), *Convallaria*

majalis L. (30%), *Carex pilosa* Scop. (30%), *Poa nemoralis* L. (35%), *C. michelii* Host (25%), *Lithospermum purpureo-coeruleum* L. (25%), *Galeobdolon luteum* Huds. (20%), *Carex montana* L. (10%), *Asarum europaeum* L. (5%) и другие виды с проективным покрытием меньше 5%. В базифильных дубовых лесах практически отсутствует вакциниетальный элемент. Кроме того, происходит относительное снижение роли тилиетального элемента, но возрастает значение кверцетального элемента, который составляет от 40 до 70%, а у отдельных ассоциаций и до 80% их флоры. Кроме уже упомянутых видов, в этих лесах встречаются: *Sorbus torminalis* (L.) Krantz, *Acer campestre* L., *Ulmus suberosa* Moench, *Cornus mas* L., *Crataegus ucrainica* Pojark., *Rhamnus cathartica* L., *Prunus spinosa* L., *Carex brevicollis* DC., *C. michelii* Host, *Lithospermum purpureo-coeruleum* L., *Polygonatum latifolium* (Jacq.) Desf., *Viola hirta* L., *Campanula bononiensis* L., *Helleborus purpurascens* Wet. K., *Dictamnus albus* L., *Scutellaria altissima* L., *Bupleurum falcatum* L., *Inula hirta* L., *I. salicina* L., *Hypericum elegans* Steph. et Willd., *Arabis hirsuta* (L). Scop., *Asparagus tenuifolius* Lam., *Iris graminea* L., *Peucedanum cervaria* (L.) Cuss., *Peucedanum lubimenkoanum* Kotov, *Geranium sanguineum* L., *Melica picta* C. Koch, *Erysimum silvaticum* M. B., *Sedum telephium* L. и др. В этих лесах встречаются и степные виды, такие как *Filipendula hexapetala* Gilib., *Inula ensifolia* L., *Iris aphylla* L. и др.

Таким образом, рассмотренные нами дубовые леса Подолии различаются в экологическом и флористическом отношении. Основное флористическое ядро базифильных дубовых лесов образовано тилиетальным и кверцетальным ценоэлементами с преобладанием последнего, у нейтрофильных дубовых лесов — тилиетальным и кверцетальным, но с преобладанием первого, а у ацидофильных дубовых лесов — тилиетальным, вакциниетальным и кверцетальным элементами с преобладанием двух первых. Тилиетальный ценоэлемент, если не считать фагетального, во флоре дубовых лесов наиболее древний. Он является дериватом тургайской листопадной флоры, которая в миоцене на территории Европы была представлена широколиственными и смешанными лесами (Лавренко, 1951; Криштофович, 1959). В четвертичном периоде основную роль в формировании этого ценоэлемента в лесах Украины сыграл Среднеевропейский центр (Лавренко, 1938). Кверцетальный ценоэлемент сформировался в плиоцене в восточной части Средиземноморья (Клеопов, 1941). Наконец, вакциниетальный ценоэлемент наиболее молодой из трех рассматриваемых, обязан своим происхождением горам северо-восточной части Азии, где он сформировался в самом конце третичного периода (Лавренко, 1938, 1951; Толмачев, 1943).

Заканчивая рассмотрение дубовых лесов Подолии, необходимо отметить, что предложенный нами анализ их заключает элемент условности и не является бесспорным. Отнесение видов к определенной группе часто затруднительно и в значительной мере имеет географическую ограниченность. Например, *Asperula odorata* на территории Русской равнины свойственна не только широколиственным, но и еловым лесам, а в горах Средней Европы — буковым лесам. Поэтому данный анализ отражает только общие тенденции своеобразия дубрав этой небольшой территории.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарчук В. Г. (1959). Геологія України. — Геренчук К. И. (1950). Геоморфология Подолии. Уч. зап. Черновицкого унив., 8, 2. — Гринь Ф. О. (1950). Нарис лісової рослинності Тернопільської області. Бот. журн. АН УРСР, 11, 1. — Дохман Г. И. (1969). Лесостепь европейской части СССР. Бюлл. МОИП, нов. сер., отдел бот., 14. — Клеопов Ю. Д. (1941). Развитие флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Материалы по истории флоры и растит. СССР, I. — Кожевников П. П. (1931). Типи лісу та лісові асоціації Поділля. Всесоюзный н.-д. інст. лісового господар. та агролісомел. Серія наук. видань, 10. — Криштофович А. Н. (1959). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Избранные труды, I. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: Расти-

тельность СССР, I. — Лавренко Е. М. (1951). Возраст ботанических областей внетропической Евразии. ИАН СССР, Серия географическая, 2. — Ниценко А. А. (1969). К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР. Бот. журн., 54, 1. — Погребняк П. С. (1931). Лісорослинні умови Поділля. Всесоюзный н.-д. інст. лісового господар. та агролісомел. Серія наук. видань, 10. — Толмачев А. И. (1943). К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта. Сов. бот., 4. — Цысь П. М. (1962). Геоморфологія УРСР. — Szafer W. (1935). Las i step na zachodniem Podolu. Polsca Academja Umiejetności, 71, 2.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
Киев.

(Получено 29 V 1969).

УДК 581.55 : 582.34

Т. Н. Тархова

ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В СИНУЗИЯХ *POLYTRICHUM COMMUNE* HEDW.

С 4 рисунками

T. N. TARKHOVA. COENOTIC DIFFERENTIATION IN THE SYNUSIA OF *POLYTRICHUM COMMUNE* HEDW.

Путем анализа кривых распределения годичного прироста мха выявлено наличие в плотных куртинках мха нескольких совокупностей растений, т. е. неоднородность куртин. С помощью корреляционного анализа исследована зависимость прироста мха от его прироста в предыдущем году.

Целью настоящей работы является изучение эффектов совместного произрастания растений в моховых синузиях. Факт существования взаимовлияния растений в плотных куртинах мха мы считаем очевидным. Наша задача состоит в выявлении изменений, которые вызывает взаимовлияние в структуре синузий (степень неоднородности, появление групп растений, разных по положению в сообществе). Важно проследить, как эти процессы протекают от года к году. Изучение взаимовлияния в моховых синузиях представляет интерес, так как у мхов процессы питания протекают по-иному, чем у сосудистых растений, и можно ожидать проявления новых особенностей, не отмеченных прежде.

Работа с моховыми синузиями осложняется не только невозможностью непосредственного измерения напряженности индивидуальных взаимовлияний, но также и невозможностью вычленить отдельные особи растений в общей куртинке мха из-за обильного ветвления и образования густого, легко разрывающегося при разборке войлока. Наиболее удобным объектом для подобных работ оказался *Polytrichum commune* Hedw. Его жесткие стебли хорошо сохраняются, не перегнивают. При первом рассмотрении куртины можно заметить, что она неоднородна, состоит из более высоких и мощных стеблей и из мелких. Особенно хорошо заметно это различие на приросте текущего года. У большинства побегов хорошо заметна граница годичных приростов и можно проследить за судьбой растения в течение нескольких прошедших лет.

Для исследования собран материал на нескольких участках в следующих вариантах: 1) плотные куртины, проективное покрытие 100%, стебли мха каждый год полегают; 2) плотные куртины, стебли мха прямые; 3) участки без сплошного мохового покрова, побеги мха расположены на значительном расстоянии друг от друга. Материал собирался в Ефимовском и Рощинском районах Ленинградской обл. и в Псковской обл. На участках у 300—400 экз. мха замерялся прирост за последние 2—3 года. За отдельные растения принимались побеги мха, так как *P. commune* интенсивно впитывает влагу через листовые следы и связь с материнским растением у побегов через несколько лет, видимо, можно

считать несущественной. За показатель развития растения мы приняли величину годичного прироста.

Можно было ожидать, что группа одиночных мхов будет однородна и представлена одной совокупностью, а в плотных куртинках можно будет выделить группы господствующих и угнетенных растений, образовавшиеся в процессе конкуренции.

Для проверки однородности полученных групп был использован метод, предложенный В. С. Ипатовым для изучения дифференциации в древостоях (Ипатов, 1967, 1968). Метод заключается в исследовании кривых распределения частот (в нашем случае — кривые распределения годичного прироста мха). Наличие в группе нескольких совокупностей обычно вызывает деформации кривой (например, несколько мод). Для выявления деформаций необходимо определить, какие закономерности характерны для данной кривой, т. е. установить тип кривой. Это можно

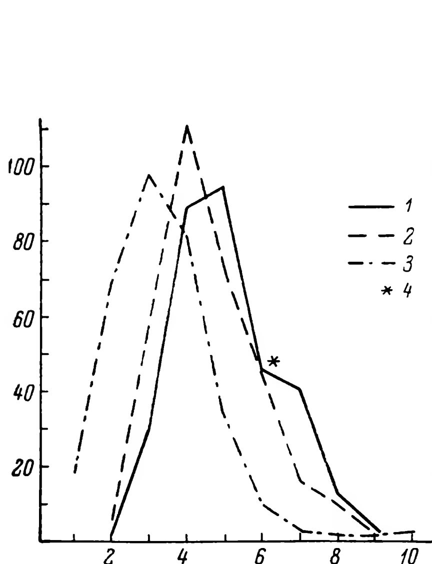


Рис. 1. Кривые распределения годичного прироста мха на участке с одиночными растениями.

Здесь и на рис. 2—4: *на оси абсцисс* — классы высоты, *на оси ординат* — классы частоты: *1* — прирост 1966 г., *2* — прирост 1967 г., *3* — прирост 1968 г., *4* — деформация.

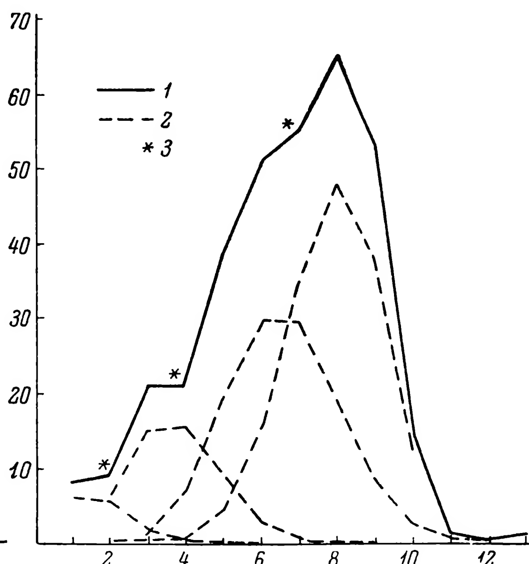


Рис. 2. Пример разложения кривой распределения годичного прироста мха. Участок 5, густая куртина, полегающие стебли.

1 — кривая распределения, *2* — составляющие кривые (теоретические), *3* — деформации.

сделать путем выравнивания кривой графически или способом скользящей средней, а также путем вычисления критерия χ. Кривым распределения годичного прироста мха соответствуют теоретические кривые Пирсона типа I и IV (Митропольский, 1961), для которых характерно постоянное возрастание отношений каждой предыдущей к каждой последующей частоте (f_n/f_{n+1}) при движении слева направо. В этом случае деформацией эмпирической кривой считается: 1) уменьшение отношения частот или 2) постоянство отношений на значительном участке. Достоверность деформации кривой определяем с помощью критерия χ^2, принимая за нулевую гипотезу равенство отношений.

Анализ кривых распределения годичного прироста мха показывает отсутствие деформации кривой у одиночных растений (за исключением 1966 г.). В этих случаях при отсутствии конкуренции дифференциации растений не наблюдается, группа состоит из однородной совокупности (рис. 1). Кривые распределения прироста мха в плотных куртинках за каждый год имеют 2 или 3 деформации, что свидетельствует о наличии в группе трех или четырех совокупностей растений. Проведенное

в дальнейшем исследование подтверждает возможность разложения этих кривых на 3 или 4 (в случаях трех деформаций) составляющих (рис. 2). Полученные при расчете теоретические кривые, как составляющие, так и суммарные, не имеют достоверных отличий от эмпирических кривых по χ^2. Обнаруженные при разложении кривых три основные совокупности растений рассматриваются нами как угнетенные, индетерминантные и господствующие. Появление четвертой малочисленной совокупности растений, которая обнаруживается далеко не всегда и находится в левой части общей кривой (малый прирост), не вполне ясно; эта совокупность может быть образована отмирающими особями, которые имеют значительно меньший прирост, чем угнетенные. Возможность возникновения этой отдельной совокупности отмирающих особей подтверждают следующие данные. На одном из участков в плотной куртине были замерены отмершие растения (не давшие прироста в 1968 г.). При распределении этих данных по классам обнаруживается, что из 70 растений 29 (41%) в 1967 г. имели малый прирост, попадающий в первые четыре класса (т. е. как раз в зону, где расположена рассматриваемая нами четвертая совокупность растений).

Таким образом, анализ кривых распределения подтверждает, что в плотных куртинах мха в результате конкурентных взаимоотношений на базе первичной вариабельности возникает дифференциация особей, образование среди них трех совокупностей господствующих, угнетенных и индетерминантных растений. У одиночных растений дифференциации не наблюдается.

ТАБЛИЦА 1

Численность групп при разложении кривых распределения

Номер участка	Характеристика куртин	Группа	Абсолютная численность				В процентах			
			1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.
1	Густые полегающие	I	—	—	28	—	—	—	10.7	—
		II	172	82	141	—	65.4	31.2	53.5	—
		III	74	125	32	—	28.1	47.5	12.2	—
		IV	17	56	62	—	6.5	21.3	23.6	—
Всего			263	263	263	—	100.0	100.0	100.0	—
5	Густые полегающие	I	—	24	—	14	—	7.1	—	4.1
		II	—	98	33	50	—	29.0	9.8	14.8
		III	—	135	243	119	—	39.9	71.8	35.2
		IV	—	81	62	155	—	24.0	18.4	45.9
Всего			—	338	338	338	—	100.0	100.0	100.0
6	Густые прямые	I	—	—	—	—	—	—	—	—
		II	—	—	31	104	—	—	8.7	29.1
		III	—	—	95	177	—	—	26.5	49.4
		IV	—	—	232	77	—	—	64.8	21.5
Всего			—	—	358	358	—	—	100.0	100.0

Численность выделенных нами совокупностей растений меняется у одних и тех же групп от года к году (табл. 1), причем определенной закономерности в изменении не обнаружено. Так, на участке мхов с полегающими стеблями в 1965 и 1967 гг. наиболее многочисленную группу составляли угнетенные растения (65.4 и 53.6%), а в 1966 г. — индетерминантные (47.5%). Наименьшую по численности группу в 1965 и

1966 гг. образуют господствующие растения, а в 1967 г. — индетерминантные (если исключить обнаруженную в этом году четвертую группу особей с наименьшим приростом). Чтобы проследить, как развивается дифференциация мха от года к году, мы вычленили по кривой распределения 3 группы растений, относящиеся к разным совокупностям (с малым приростом, с наибольшим приростом и, самую многочисленную, со средним приростом) и проследили за их приростом в последующие годы. Выявилось, что у мхов с полегающими стеблями прирост не зависит от состояния особи в предыдущем году (рис. 3). Растение может попасть в любую совокупность в данном году, независимо от его принадлежности к определенной совокупности в предыдущем году. Несколько иная картина наблюдается у мхов с прямыми стеблями. В этом случае

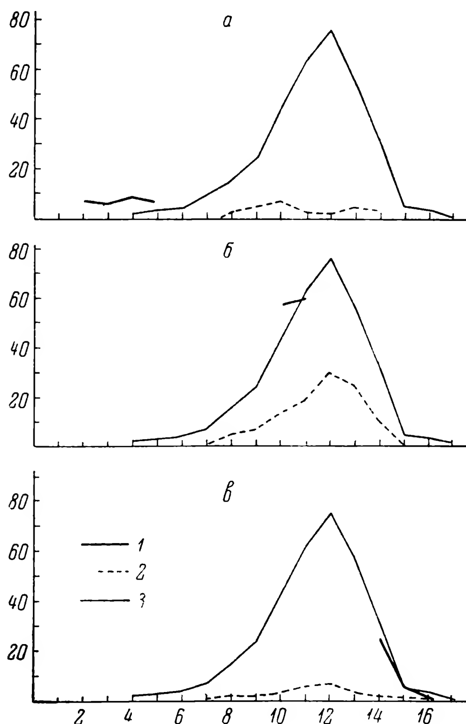


Рис. 3. Связь прироста предыдущего года с последующим, участок 5, полегающие стебли.

1 — распределение по классам высоты прироста изучаемых особей в 1966 г., *2* — прирост тех же особей в 1967 г., *3* — общая кривая распределения прироста 1967 г. Здесь и на рис. 4: *а* — группа угнетенных, *б* — группа индетерминантных, *в* — группа господствующих.

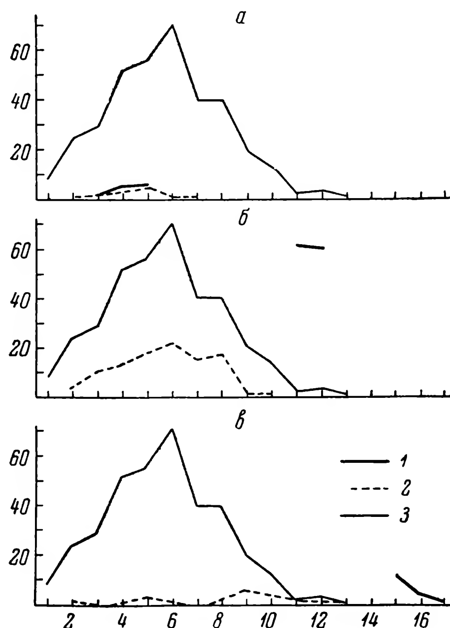


Рис. 4. Связь прироста предыдущего года с последующим, участок 6, прямые стебли.

1 — распределение по классам высоты прироста в 1967 г., *2* — прирост тех же особей в 1968 г., *3* — общая кривая прироста 1968 г.

имеется некоторая приуроченность группы растений с малым приростом (преимущественно угнетенных) к левой части кривой распределения прироста следующего года и группы растений с большим приростом (преимущественно бывших господствующих) — к правой части кривой. Растения со средним приростом (преимущественно бывшие индетерминантные) пропорционально распределяются по всей кривой, не обнаруживая приуроченности к какой-либо ее части (рис. 4). Зависимость прироста мхов от их прироста в предыдущем году исследовалась также с помощью корреляционных отношений. Как и ожидалось, по вышеописанному анализу кривых распределения, в плотных куртинках мха с полегающими стеблями такая связь отсутствует. Стебли мхов, полегая, попадают в несколько иные условия среды, в другое окружение в пределах куртинки, и процесс дифференциации развивается каждый год вновь. В куртине

с прямыми стеблями обнаружена зависимость прироста от состояния особей в предыдущем году ($\eta^2=0.21$), и наибольшая связь прироста последующего года от предыдущего выявилась у одиночно произрастающих растений (η^2 от 0.29 до 0.38). В этом случае обнаруживается влияние состояния особи на прирост даже через год (величина прироста особей в 1968 г. связана с их приростом в 1966 г., $\eta^2 = 0.27$). Это объясняется тем, что прирост особей у одиночных мхов не зависит или слабо зависит от ценотического фактора.

ТАБЛИЦА 2

Величины прироста мха и их зависимость от года

Характеристика куртин	Номер участка	Длина (в мм)				η^2
		1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.	
Густые полегающие	1	58.7	64.7	75.6	—	0.06
	5	—	101.2	112.8	79.6	0.19
Густые прямые	6	—	67.0	64.3	36.7	0.01
Одиночные растения	2	26.1	23.4	22.5	—	0.04
	4	—	9.6	8.7	6.1	0.03

Кривые распределения позволяют также судить о величине прироста мхов за каждый год. Существенной разницы в приросте мхов по годам не обнаружено, хотя некоторые различия средних по годам имеются (табл. 2). Корреляционный анализ обнаруживает лишь в одном случае слабую зависимость прироста от года ($\eta^2=0.19$). Это свидетельствует об отсутствии единого цикла развития мхов, связанного с метеорологическими особенностями года. Если бы метеорологические условия существенно влияли на рост мха, то увеличение прироста наблюдалось бы в одни и те же годы на разных участках, независимо от абсолютной величины прироста. Однако даже на расположенных близко друг от друга (а следовательно, в одинаковых климатических условиях) участках наибольший прирост наблюдается в разные годы (на участке 1 — в 1967 г., а на участке 2 — в 1965 г.).

Проведенное исследование выявило наличие дифференциации в плотных куртинках *Polytrichum commune*. Возможность во всех случаях выделить совокупности господствующих, индетерминантных и угнетенных растений подтверждает существование конкурентных взаимоотношений в моховых синузиях. Особенностью развития мха является отсутствие зависимости или очень слабая зависимость прироста текущего года от предыдущего. Это выражается в перераспределении особей по классам господства от года к году, т. е. процесс дифференциации у мхов каждый год развивается заново.

ЛИТЕРАТУРА

Ипатов В. С. (1967). Некоторые аспекты общественной жизни растений. Вестн ЛГУ, 15. — Ипатов В. С. (1968). Дифференциация древостоя. I. Вестн. ЛГУ, 21. — Ипатов В. С. (1969). Дифференциация древостоя. II. Выявление деформаций кривых распределения деревьев по толщине. Вестн. ЛГУ, 15. — Митропольский А. К. (1961). Техника статистических вычислений.

Ленинградский государственный университет.

(Поступило 8 VIII 1969).

УДК 576.312.3 : 581.9 (47) : 582.949.2+582.951.6

Н. А. Чуксанова и Ш. А. Капланбекова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ФЛОРЫ СССР ИЗ СЕМЕЙСТВ *LABIATAE* JUSS. И *SCROPHULARIACEAE* LINDL.

N. A. CHUKSANOVA AND SH. A. KAPLANBEKOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN CERTAIN SPECIES OF *LABIATAE* JUSS. AND *SCROPHULARIACEAE* LINDL.

Определены числа хромосом у 24 видов сем. *Labiatae* Juss., произрастающих в СССР главным образом в Средней Азии, на территории Туркменской ССР. Впервые исследованы хромосомные числа отдельных видов, принадлежащих к 12 родам губоцветных и 2 родам норичниковых.

Подчеркивается значительная роль полиплоидии в видообразовании в сем. *Labiatae* Juss. и *Scrophulariaceae* Lindl. и высказываются соображения о необходимости учитывать кариологическую характеристику видов при введении растений в культуру.

Некоторые растения сем. *Labiatae* Juss. имеют экономическое значение как эфиромасличные и лекарственные и знание числа хромосом для них может иметь особое значение: не только цитотаксономическое, для понимания путей видообразования, но, по-видимому, и чисто практическое, прикладное, при использовании ценных в промышленном отношении видов. Как показатель степени полиплоидности вида число хромосом может оказаться полезным при использовании растительных ресурсов в качестве исходного материала для получения лекарственных и пищевых веществ. Кариологическая характеристика вида при его интродукции и введении в культуру в настоящее время еще не учитывается; нет и работ, изучающих изменчивость содержания биологически активных или ценных в промышленном отношении веществ в связи со степенью полиплоидии вида или его рас в случае наличия внутривидового кариологического полиморфизма. На основании исследований по экспериментальной полиплоидии и по географическому распределению спонтанных полиплоидов можно полагать, что для развития научно обоснованной интродукции из дикой флоры полезных в промышленном или декоративном отношении растений немаловажное значение должна иметь кариологическая характеристика вида. Опыты по экспериментальному получению полиплоидных форм выявили, что полиплоидность влечет за собой не только количественное изменение содержания практически ценного вещества, но и качественное его изменение. Так, например, у полученных А. Н. Лутковым экспериментальных полиплоидов мяты перечной *Mentha piperita* L. сорт Прилукская 6, $2n=144$ содержание эфирного масла было более чем в 1.5 раза выше, по сравнению с исходным диплоидным клоном $2n=72$. При этом у некоторых полиплоидных форм мяты было обнаружено повышение содержания ментола в эфирном масле до 60—70% (у стандарта не более 58.7%), а также наличие большей зимостойкости (Лутков, 1962). Гипотриплоидный $2n=105$ сорт перечной мяты Прилукская 324 с повышенным содержанием эфирного масла — прекрасный пример использования естественной полиплоидии в селекции; он был получен А. Н. Лутковым из растения, которое в качестве исходного было отобрано им в семенном потомстве диплоидной $2n=72$ перечной мяты. Можно было бы привести и ряд других примеров изменения содержания витаминов, алкалоидов, белков, сахаров, которые известны из работ по экспериментальной полиплоидии (Лутков, 1966). Таким образом, есть основания полагать, что у спонтанных полиплоидов, возникающих в процессе видообразования, также имеются различия по содержанию и качеству полезных веществ, используемых в фармакологии, парфюмерной и пищевой промышленности. Так, например, у аира *Acorus calamus* L. известны кариологические расы с числом хромосом в соматических клетках: 18, 24, 36, 48 (Delay, 1951; Wulff, 1954). У естественных поли-

плоидов аира было обнаружено повышение содержания эфирного масла с 1—1.17%, что характерно для диплоидов, до 3.12% у триплоидов и до 6.82% у тетраплоидов (Wulff, 1946; Лутков, 1966).

Многие эфиромасличные растения из сем. *Labiatae*, *Umbelliferae* и других недавно введены в культуру, и вовлечение дикорастущих видов в культуру продолжается. Поэтому для интродукции новых видов эфиромасличных растений, а также для получения более продуктивных форм уже культивируемых видов была бы полезна кариологическая характеристика их популяций в качестве критерия, определяющего направление, в котором должны вестись поиски наиболее продуктивных видов и форм.

В отношении числа хромосом исследовано только около 500 видов Губоцветных из приблизительно 3500 видов, известных для семейства, и почти совершенно не подвергались изучению представители данного семейства, произрастающие на территории Советского Союза (около 913 видов). Проведенный нами анализ имеющихся в литературе данных показывает, что среди цитологически исследованных видов не менее 70% полиплоидных, среди которых, вероятно, не менее 20% амфидиплоидов.

Сем. *Labiatae* Juss. широко представлено в Средней Азии, и наше внимание было привлечено к изучению в основном среднеазиатских представителей этого семейства. Нами определено число хромосом у 20 видов, произрастающих в различных районах Туркменской ССР и для отдельных видов из других районов СССР. Для большинства исследованных нами видов числа хромосом ранее не были известны (см. таблицу). Для определения числа хромосом использовались семена, собранные в природных условиях и любезно присланные нам проф. В. В. Никитиным. Число хромосом определялось в верхушечной меристеме корешков, фиксированных в смеси Навашина (10 : 4 : 1), на микротомных срезах в 12 мк, окрашенных железным гематоксилином по Гейденгайну. Данные о происхождении исследованного материала и результаты определений хромосомных чисел приведены в таблице. Гербарий исследованного материала хранится в Институте ботаники АН Туркменской ССР.

Для всех изученных нами видов характерны мелкие хромосомы, не более 3 мк, обнаруживающие очень слабую морфологическую дифференциацию, в которых в большинстве случаев трудно определить местоположение центромера. Поскольку у исследованных нами видов нельзя получить сколько-нибудь значительной информации из анализа формы хромосом, мы в данной статье на морфологии хромосом не останавливаемся и приводим только числа хромосом, они позволяют высказать некоторые соображения о роли полиплоидии в семействе и дать материал для цитотаксономии некоторых родов.

В небольшом роде *Clinopodium* L., насчитывающим около 10 видов (Флора СССР, 1954), число хромосом было определено только для двух видов: *C. chinense* (Benth.) Kuntze, 2n=20 (Scheerer, 1939) и *C. vulgare* L., 2n=20 (Scheerer, 1939; Reese, 1953) в материале из Европы. Основное число определялось для рода x=10 (Darlington, Wylie, 1955). У изученного нами вида *C. integerrimum* Boriss., распространенного в Средней Азии, 2n=10, т. е. это явно диплоидный вид, что позволяет нам считать, что правильное основное число для рода *Clinopodium* L. — x=5, а не x=10 и предполагать первичный очаг видообразования для него в Средней Азии. Вышеуказанные же виды *C. chinense* и *C. vulgare* с числом хромосом 2n=20, как теперь становится очевидным, тетраплоидные, вторичного происхождения.

Род *Dracocephalum* L. кариологически почти не исследован. Из 45 видов этого рода (Флора СССР, 1954) в отношении числа хромосом ранее были исследованы виды: *D. imberbe* Bunge, 2n=10, на материале с Алтая и Памира (Соколовская и Стрелкова, 1938, 1948), *D. altaiense* Laxm., 2n=14, с Алтая (Соколовская и Стрелкова, 1938), *D. moldavica* L., 2n=10, из Сибири (Панютина-Мухина, 1933) и *D. ruyschiana* L., 2n=14, из Европы и Сибири (Löve a. Löve, 1944). Число хромосом, определенное нами впервые для вида *D. subcapitatum* Lipsky, 2n=20, показало, что

Числа хромосом исследованных видов сем. *Labiatae* Juss. и *Scrophulariaceae* Lindl.

Вид	2n	Происхождение материала
		Сем *Labiatae* Juss.
Clinopodium integerrimum Boriss.	10	Туркменская ССР, Кара-Калинский р-н, от В. В. Никитина,[1] Инст. бот. АН Туркм. ССР, № 458.
Dracocephalum subcapitatum Lipsky	20	Туркменская ССР, Сарым-Сакли, 457.
Eremostachys labiosiformis (M. Pop.) Knorr.	22	Туркменская ССР, Арваз, 459.
Lallemantia royleana Benth.	14	Туркменская ССР, Копет-Даг, Вановский, 460.
Mentha kopetdaghensis Boriss.	24	Туркменская ССР, Согу-Даг, 461.
Nepeta nervosa Royle	18	Ленинградская обл., сборы Ю. Д. Гусева, БИН АН СССР, 717.
Nepeta sintenisii Bornm.	18	Туркменская ССР, Косар-Даг, 462.
Perovskia abrotanoides Kar.	18	Туркменская ССР, Ашхабад, Бот. сад Инст. бот. АН Туркм. ССР, 467.
Phlomis cancellata Bge.	20	Туркменская ССР, Гаудан, 465.
Phlomis kopetdaghensis Knorr.	20	Туркменская ССР, Чандыро-Сумбарский водораздел, 466.
Prunella vulgaris L.	28	Ленинградская обл., сборы Ю. Д. Гусева, БИН АН СССР, 714.
Salvia ceratophylla L.	22	Туркменская ССР, Гаудан, 472.
Salvia chloroleuca Rech.	22	Туркменская ССР, Тутлы-Кала, 474.
Salvia linczevskii S. Kudr.	22	Туркменская ССР, ущелье Карагач, 473.
Salvia pratensis L.	18	Стрелецкая степь, сборы А. М. Семеновой-Тян-Шанской, БИН АН СССР, 569.
Salvia turcomanica Pobed.	18	Юго-Зап. Туркмения, сборы А. И. Михельсон, БИН АН СССР, 535.
Salvia viridis L.	16	Туркменская ССР, Навайдай, Саму-Даг, 471.
Sideritis montana L.	32	Туркменская ССР, гора Сюнт, 468.
Stachys lanata Jacq.	30	Ленинградская обл., сборы Ю. Д. Гусева, БИН АН СССР, 718.
Stachys lavandulifolia Vahl.	60	Туркменская ССР, Арваз, 469.
Stachys turcomanica Trautv.	60	Юго-Зап. Туркмения, сборы А. И. Михельсон, БИН АН СССР, 536.
То же	60	Туркменская ССР, Арваз, 470.
Thymus transcaspicus Klok. et Schost.	60	Туркменская ССР, гора Сюнт, 476. Туркменская ССР, Чандыро-Сумбарский водораздел, 478.
Ziziphora capitata L.	16	Туркменская ССР, Чандыро-Сумбарский водораздел, 477.
Ziziphora persica Bge.	32	
		Сем. *Scrophulariaceae* Lindl.
Scrophularia litvinovii B. Fedtsch.	36	Туркменская ССР, Арваз, 484.
Scrophularia czernjakowskiana B. Fedtsch.	36	Туркменская ССР, между Тутлы-Кала и Ай-Дере, 483.
Verbascum cheiranthifolium Boiss.	32	Туркменская ССР, Койне-Касыр, 486.
Verbascum sinuatum L.	24	Туркменская ССР, по долине р. Чулинки, 487.

[1] Все приведенные ниже материалы (если не указан иной коллектор) собраны В. В. Никитиным и хранятся в Институте ботаники АН Туркменской ССР, для краткости ниже приводятся только номера гербария Института.

данный вид тетраплоидный, в отличие от предыдущих видов и относится к линии тех видов, для которых характерно основное число хромосом x=5.

Число хромосом для вида *Eremostachys labiosiformis* (M. Pop.) Knorr. 2n=22 одинаково с ранее определенными для вида *E. laciniata* (L.) Bunge (Waisel, 1962); вид диплоидный, но не исключено его амфидиплоидное происхождение. Считается, что многие виды рода *Eremostachys* Bunge очень близко стоят к роду *Phlomis* L. (Флора СССР, 1954). Имеющиеся немногочисленные сведения о числе хромосом для видов этих родов позволяют пока только предполагать гибридогенное происхождение видов с 2n=22. Впервые определенные нами числа хромосом для *Phlomis cancellata* Bunge, 2n=20, и *Phlomis kopetdaghensis* Knorr., 2n=20, сходны с более ранними данными для видов *Ph. caucasica* Reching. (Гриф, 1965), *Ph. lychnitis* L., *Ph. purpurea* L. (Wagner, 1948), *Ph. viscosa* Poir. (Enzenberg, 1961), для которых также было найдено 2n=20. Наряду с этим в роде *Phlomis* L. известен вид с числом хромосом 2n=22 — *Ph. tuberosa* L. (Reese, 1953), распространенный в Южной Европе, Восточной и Северной Азии, и *Ph. alpina* Pall. с 2n=24 (Соколовская и Стрелкова, 1938, 1948) с Алтая и Памира. По всей вероятности, виды с 2n=20 и 2n=24 тетраплоидные, в основе которых соответственно x=5 и x=6, а виды с 2n=22 амфидиплоидны. Для подтверждения данной гипотезы и выяснения причин близости родов *Eremostachys* Bunge и *Phlomis* L. и для пересмотра их объема, на необходимость чего указывала О. Э. Кнорринг (Флора СССР, 1954), важно иметь больше данных о числе хромосом у их видов, чем имеем мы в настоящее время. Вид *Lallemantia royleana* Benth. явно диплоидный (2n=14). Вид *Mentha kopetdaghensis* Boriss. — тетраплоидный, 2n=24. В роде *Mentha* L. полиплоидия очень распространена. Основное число для рода x=6, большее число видов являются полиплоидами уровня 3x, 4x, 6x, 12x и более высокой степени. Частая встречаемость гибридов в этом роде, вероятно, связана с образованием большого числа амфидиплоидов.

Среди небольшого числа цитологически исследованных видов рода *Nepeta* L., отмечены полиплоидные виды, но преимущественно обнаружена внутривидовая полиплоидия на уровне образования кариологических рас. Так, например, у вида *N. kokanica* Rgl. обнаружены диплоидные формы с 2n=18 (Соколовская и Стрелкова, 1939) и тетраплоидные формы с 2n=36 (Sugiura, 1940); у *N. hederacea* Trev. с 2n=18 (Sugiura, 1940) и с 2n=36 (Rutland, 1941; Taylor, 1949). Изученные нами виды *N. sintenisii* Bornm. и *N. nervosa* Royle — диплоидные, 2n=18.

Небольшой род *Perovskia* Kar., в который входит всего семь видов, распространенных в Средней Азии (Флора СССР, 1954), совершенно не подвергался цитологическому исследованию. Изученный нами вид *P. abrotanoides* Kar. диплоидный, 2n=18.

Из рода *Salvia* L. число хромосом нами определялось у шести видов. В этом большом роде, заключающем более 500 видов, широко распространенных во всех частях Старого и Нового Света, видообразование происходит несколькими линиями, которые определяются основными хромосомными числами x=6, x=7, x=8, x=9, x=10, x=11, x=13, x=14, x=15, x=17, x=19. Основное число, как мы полагаем, может соответствовать секциям, и даже небольшая выборка исследованных нами видов подтверждает это наше предположение. Для двух видов: *S. pratensis* L. и *S. viridis* L. числа хромосом были известны ранее. Данные о числе хромосом для вида *S. pratensis* L. противоречивы: по определению одних авторов 2n=16 (Linnert, 1955), по данным других 2n=18 (Яковлева, 1933; Hrubý, 1934) или 2n=18 и 2n=32 (Scheel, 1931), или 2n=20 (Sugiura, 1931). Согласно нашим определениям, *S. pratensis* L. — диплоидный вид, 2n=18. Для вида *S. viridis* L. подтверждается более раннее определение числа хромосом, 2n=16 (Scheel, 1931; Яковлева, 1933; Hrubý, 1934). Все исследованные нами виды рода *Salvia* L. — диплоидные, но с разными числами хромосом. Виды, для которых найдено было число хромосом 22, в основе которого можно считать имеет место x=11, принадлежат

к секции *Stenaarrhena* (Don.) Brig. согласно обработке рода *Salvia* L. Е. Г. Победимовой (Флора СССР, 1954), тогда как виды с числом хромосом 18 — *S. pratensis* L. и *S. turcomanica* Pobed., в основе которых имеет место x=9, относятся уже к другой секции, а именно к секции *Plethiosphace* Benth., *S. viridis* L. — вид, для которого известно 16 хромосом, в основе этого числа лежит x=8, он относится к секции *Horminum* (Moench) Benth.

Вид *Sideritis montana* L. — тетраплоидный, имеет 2n=32. Найденное нами для него число хромосом соответствует имеющимся в литературе данным, полученным при исследовании вида из других географических районов его распространения (Scheel, 1931).

В роде *Stachys* L. все три исследованных нами вида оказались полиплоидными. Если при этом принять во внимание, что в данном роде наряду с другими имеется основное число x=5 (Löve a. Löve, 1961), то вид *S. lanata* Jacq., для которого характерно, по нашим и по имеющимся в литературе данным (Lang, 1940), 2n=30, является гексаплоидом, а виды *S. lavandulifolia* Vahl. и *S. turcomanica* Trautv. из Туркменской ССР, как показали наши определения, имеют 2n=60, т. е. являются полиплоидами высокого уровня (12x). Конечно, не исключена возможность из-за малого числа кариологически изученных видов указанного рода, что основное число для него не x=5, а x=15 и, следовательно, это виды гибридогенного происхождения и меньшего уровня полиплоидности. Для решения этих вопросов необходимо большее число кариологически исследованных видов.

Почти аналогичная ситуация в роде *Thymus* L. Для *Thymus transcaspicus* Klok. et Schost. ранее было определено число хромосом 60 (Jalas Pohjo, 1965; Jalas Kaleva, 1967). Исследованные нами образцы этого вида из Туркменской ССР имеют также 2n=60. В настоящее время для рода *Thymus* L., наряду с другими основными числами, определяют основное число x=15 (Löve a. Löve, 1961), которое свидетельствует о наличии межвидовой гибридизации в видообразовании в пределах этого рода. Можно предполагать на основе сказанного, что исследованный нами вид *T. transcaspicus* Klok. et Schost. является амфидиплоидом.

Представители рода *Ziziphora* L. впервые исследуются кариологически. Один из изученных нами видов — *Z. capitata* L. — диплоидный, имеет 16 хромосом, тогда как другой — *Z. persica* Bunge — тетраплоидный, число хромосом 32. При обработке этого рода (Флора СССР, 1954) С. В. Юзепчук отметил сильную изменчивость ряда признаков у вида *Z. persica* Bunge; он указывал, что для этого вида характерно соцветие «то почти головчатое, то значительно раздвинутое, прицветные л. то весьма широкие, то сравнительно узкие, придатки у пыльников то отсутствуют, то (изредка) имеются». На основании наличия такой изменчивости Юзепчук считал оправданным предположение М. Г. Попова о гибридогенном происхождении данного вида. Однако указанная выше высокая изменчивость данного вида может быть обусловлена не гибридогенным происхождением этого вида, а наличием в пределах его популяции различных кариологических форм: диплоидных с 2n=16, которые могли в нашем материале не оказаться, и полиплоидных с 2n=32, обнаруженных нами. Дело в том, что указанная Юзепчуком изменчивость признаков касается преимущественно количественных показателей, она связана и с изменением индекса, соотношения длины органа к его ширине. Для полиплоидов, полученных экспериментально, характерно изменение индекса длина/ширина в направлении образования более широких листовых органов (Чуксанова, 1962). Обнаружение нами в Туркменской ССР диплоидного вида *Z. capitata* L. и тетраплоидного *Z. persica* Bunge подтверждает наше предположение о возможности кариологического полиморфизма у вида *Z. persica* Bunge. Необходимы дальнейшие более детальные кариологические исследования популяций видов этого рода, несущих эфирные масла и практически ценных для парфюмерной промышленности.

Широко распространенный вид *Prunella vulgaris* L. был исследован нами из сборов в Ленинградской области в связи с тем, что в литературе имелись различные сведения относительно числа хромосом у него. Одни исследователи определяли 2n=28 (Левитский, 1940; Böcher, 1940; Nelson, 1964, и т. д.), другие указывали число 2n=32 (Hrubý, 1932; Heiser, Whitaker, 1948). Наши определения числа хромосом подтвердили 2n=28, это тетраплоидный вид (x=7).

Таким образом, среди изученных нами 24 видов сем. *Labiatae* Juss. из числа распространенных в Туркменской ССР, 11 видов являются в той или иной степени полиплоидными, что составляет 50% в столь малой выборке исследованных видов. Этим подтверждается значительная роль полиплоидии в видообразовании в пределах данного семейства.

Из близкого к семейству Губоцветных большого семейства Норичниковых *Scrophulariaceae* Lindl. нами было исследовано всего лишь четыре вида из Туркменской ССР, и тем не менее мы решили включить в данную статью полученные по ним результаты. Для видов *Scrophularia czernjakowskiana* B. Fedtsch. и *S. litvinovii* B. Fedtsch. числа хромосом не были известны, определенное нами число хромосом показало, что они тетраплоидные, 2n=36 (x=9). Вид *Verbascum cheiranthifolium* Boiss., тоже впервые исследованный нами в отношении числа хромосом, оказался также тетраплоидом, 2n=32 (x=8). Что же касается вида *Verbascum sinuatum* L., то для него ранее было обнаружено 2n=30 (Mori, 1957). Исследованный нами материал по этому виду из Туркменской ССР оказался триплоидным, 2n=24 (x=8). Ввиду наличия у видов рода *Verbascum* L. апомиксиса, триплоидные формы могут легко сохраняться. В семействе Норичниковых, так же как и в семействе Губоцветных, полиплоидия играла значительную роль в процессе видообразования. Из числа кариологически исследованных к настоящему времени видов (890) сем. *Scrophulariaceae* Lindl. полиплоидных видов оказалось не менее 45%.

ЛИТЕРАТУРА

Гриф В. Г. (1965). Новые хромосомные числа цветковых растений. Бот. журн., 50, 8 : 1133—1135. — Левитский Г. А. (1940). Кариотипы некоторых пар родственных форм растений. Бот. журн. СССР, 25, 4—5 : 292—296. — Лутков А. Н. (1962). Полиплоидия и ее значение у эфиромасличных культур. В сб.: Полиплоидия у растений. Тр. Совещания по полиплоидии растений 25—28 июня 1958 г. в Ленинграде : 260—274. — Лутков А. Н. (1966). Полиплоидия в эволюции и селекции растений. В сб.: Экспериментальная полиплоидия в селекции растений : 7—35. — Панютина-Мухина В. П. (1933). Некоторые данные по цитоэмбриологии *Dracocephalum moldavica* L. Бюлл. МОИП, сер. биолог., 42, 2 : 162—170. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1938). Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. ДАН СССР, 21, 1—2 : 68—71. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1939). Географическое распределение полиплоидов. I. Исследование растительности Памира. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог., 9, 35 : Тр. Петергофск. биолог. инст., 17 : 42—63. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948). Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. Пед. инст. им. А. И. Герцена, 66 : 179—193. — Флора СССР. (1954). Т. XIX. — Чуксанова Н. А. (1962). Экспериментальная полиплоидия в роде *Solanum* секции *Tuberarium*. В сб.: Полиплоидия у растений. Тр. Совещания по полиплоидии 25—28 июня 1958 г. в Ленинграде : 200—215. — Яковлева С. В. (1933). Кариологические исследования некоторых видов *Salvia*. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., сер. II, 5 : 207—213. — Böcher T. W. (1940). Introductory studies on variation and lifeforms in *Brunella vulgaris* L. Dansk Bot. Ark., 10, 3 : 1—15. — Darlington C. D., A. P. Wylie. (1955). Chromosome atlas of flowering plants. — Delay C. (1951). Nombres chromosomiques chez les Phanerogames. Rev. Cytol. et Biol. Veg., 12, 3—4 : 161—368. — Enzenberg U. (1961). Beiträge zur Karyologie des Endosperms. Österreich. Bot. Zeitschr., 108, 3 : 245—285. — Heiser C. B., T. W. Whitaker. (1948). Chromosome number, polyploidy and growth habit in California weeds. Amer. Journ. Bot., 35, 3 : 179—186. — Hrubý K. (1932). Cytologie a anatomie Československých Brunell. Preslia, 11 : 40—44. — Hrubý K. (1934). Zytologie und Anatomie der mitteleuropaischen Salvei-Arten. Beih. Bot. Centralbl., A, 52, 2 : 298—380. — Jalas J., K. Kaleva. (1967). Chromosome studies in *Thymus* L. (*Labiatae*). V. Ann. Bot. Fennici, 4, 1 : 74—80. — Jalas J., T. Pohjo. (1965). Chromosome studies in *Thymus* L. (*Labiatae*). III. A few counts on miscellaneous taxa. Ann. Bot. Fennici, 2, 2 : 169—170. — Lang A. von. (1940). Untersuchungen über einige Verwandtschafts- und Abstammungsfragen in

der Gattung *Stachys* L. auf cytogenetischen Grundlage. Bibliotheca Bot., 29, 18 : 1—94. — Linnert G. (1955). Die Struktur der Pachytanchromosomen in Euchromatin und Heterochromatin und ihre Auswirkung auf die chiasmabildung bei *Salvia*-Arten. Chromosoma, 7, 1 : 90—128. — Löve A. a. D. Löve. (1944). Cyto-taxonomical studies on boreal plants. III. Some new chromosome numbers of scandinavian plants. Arkiv Bot., 31 A, 12 : 1—22. — Löve A. a. D. Löve. (1961). Chromosome numbers of central and northwest European plant species. Opera Botanica (Lund), 5 : 1—581. — Mori M. (1957). Il numero cromosomico diploide di alcune specie di *Angiospermae* raccolte nella tenuta di S. Rossore (Pisa). Caryologia, 9, 2 : 365—368. — Nelson A. P. (1964). Relationships between two subspecies in a population of *Prunella vulgaris* L. Evolution, 18, 1 : 43—52. — Reese G. (1953). Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefässpflanzen. II. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 66, 1 : 66—74. — Rutland J. P. (1941). The Merton catalogue. A list of chromosome numbers of British plants. New Phytol., 40, 3 : 210—214. — Scheel M. (1931). Karyologische Untersuchung der Gattung *Salvia*. Bot. Arch., 32 : 148—208. — Scheerer H. (1939). Chromosomenzahlen aus der schleswig-holsteinischen Flora. I. Planta, 29, 4 : 636—642. — Sugiura T. (1931). A list of chromosome numbers in angiospermous plants. Bot. Mag. (Tokyo), 45, 535 : 353—355. — Sugiura T. (1940). Studies on the chromosome numbers in higher plants. IV. Cytologia, 10, 3 : 5, 324—333. — Taylor S. H. (1949). Initiation and development of the Gall of Aulax glechomae on *Nepeta hederacea*. Amer. Journ. Bot., 36, 2 : 222—230. — Wagner M. de N. (1948). Nota àcerca do número de cromosomes do *Phlomis lychinitis* L. e do *Ph. purpurea* L. Agron. Lusitana, 10, 3 : 171—174. — Weisel Y. (1962). Ecotypic differentiation in the flora of Israel. II. Chromosome counts in some ecotype pairs. Bull. Res. Counc. Israel. Sect. D, Bot., 11, 3 : 174—176. — Wulff H. D. (1946). Der Ölgehalt Verschiedenchromosomiger Rassen von Kalamus (*Acorus calamus* L.). Zeitschr. Naturforsch., 1 : 600. — Wulff H. D. (1954). Zur Zytologie, geographischen Verbreitung und Morphologie des Kalamus. Arch. Pharma (Berlin), 287 : 529—541.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 XI 1969).

УДК 581.2 : 582.68

М. Г. Шацкая и А. Д. Несмеянова

ФАСЦИИРОВАННЫЙ МАЧОК *CLAUCIUM* SP.

С 1 рисунком

M. G. SHATZKAYA AND A. D. NESMEYANOVA. A SMALL FASCIATED HORNED POPPY (*GLAUCIUM* SP.)

В 1963 г. в окрестностях г. Чирчика Ташкентской области в адырной зоне во время сбора семян эфемеров нами было найдено несколько фасциированных растений мачка *Glaucium* sp. на свежеосыпавшемся лёссовом отвесном склоне небольшого обрыва. Нас поразили формы и размеры самого мощного экземпляра, представленного на рисунке. Высота этого необыкновенного растения не выходила за пределы обычной для этого рода — 57 см, а ширина уплощенного лентовидного стебля составляла в нижней половине 9 см, затем он делился на два отогнутых в стороны разветвления, каждое из которых имело ширину 4—4.5 см. Одно разветвление оканчивалось группой удлиненных коробочек, собранных по краю побега в виде щетки, другое несло три коробочки и один желтый махровый цветок. Нокс (Knox, 1908), Зелинский (Zielinski, 1945), Уайт (White, 1948) и Л. А. Шавров (1961) отмечают, что фасциированные растения в большинстве своем встречаются в условиях оптимальной влажности и питания. При повышенной сухости почвы и других неблагоприятных факторах внешней среды явление фасциации у растений наблюдается редко. Обнаруженные нами фасциированные растения произрастали в естественных условиях адырной зоны, которая, как известно, характеризуется высокими летними температурами и низким уровнем

атмосферных осадков. Кроме того, мы наблюдали фасциированные кусты *Atraphaxis spinosa* L. в крайне жестких условиях гипсовой пустыни Юго-Западных Кызылкумов, где сухость местообитаний часто доходит до предела. Фасциированный кустарник имел обычную для этого рода высоту, а лентовидный стебель на расстоянии 10 см от основания значительно превышал ширину нормальных растений. Значительно чаще явление фасциации встречается в поливной зоне окрестностей Ташкента. Так, на кенафном поле нами было обнаружено несколько фасциированных растений кенафа с лентовидными стеблями, которые начинались на высоте 20—25 см от поверхности почвы. Примерно в таких же условиях нами были обнаружены фасциированные побеги на поросле-



Нормально развитый мачок *Glaucium* sp. (*а*) и фасциированный (*б*).

вых растениях белой акации, на взрослом дереве айланта (фасциированный стебель у него начинался на высоте 2 м от основания).

Таким образом, явление фасциации растений может иметь место в самых различных экологических условиях как при благоприятных факторах среды, так и в неблагоприятных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Жуковский П. М. (1950). Культурные растения и их сородичи. — Шавров Л. А. (1961). Фасциация растений в субарктике. Бюлл. Главн. бот. сада, 41. — Knox A. A. (1908). The induction, development and heritability of fasciations. Carnegie Instit. of Washington, Publ. No. 98. — Zielinski Q. B. (1945). Fasciation in *Lycopersicon* L. Genetic analysis of dominance modification. Genetics, 33, 1. — White O. E. (1948). Fasciation. Bot. review, 14, 6.

Институт ботаники
Академии наук
Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 24 VI 1969).

УДК 576.312.37 : 582.657 (47)

Л. И. Абрамова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВИДОВ *Polygonatum* Mill. СОВЕТСКОГО СОЮЗА

С 3 таблицами рисунков

L. I. ABRAMOVA. A KARYOSYSTEMATIC SURVEY OF THE SPECIES OF *POLYGONATUM* MILL. INDIGENOUS TO THE U. S. S. R.

В статье приводится кариотипическая характеристика 12 видов рода *Polygonatum* Mill., произрастающих в СССР. Полученные данные позволили обнаружить наличие общих межсекционных и групповых внутрисекционных признаков. В секции *Polygonatum* выделены 4 группы кариотипов: *P. odoratum*, *P. latifolium*, *P. maximoviczii* и *P. polyanthemum*.

В томе IV «Флоры СССР» (1935) приводятся 17 видов рода. В течение последних лет число их увеличилось за счет *P. inflatum* Kom., недавно найденного в Хасанском районе Приморья (Горовой и Гурзенков, 1963). Два кавказских вида *P. obtusifolium* (C. Koch) Miscz. и *P. ovatum* Miscz. редко встречаются в природе и плохо представлены в гербариях, вследствие чего они очень слабо изучены. Не исключена возможность, что *P. ovatum* не заслуживает признания в качестве самостоятельного вида и представляет собой форму *P. glaberrimum* C. Koch.

Для всего рода *Polygonatum* установлены 3 секции: *Polygonatum* (*Alternifolia* Bak.), *Verticillata* Bak. и *Oppositifolia* Bak. (Baker, 1875), внутри которых виды могут быть объединены в ряды, намеченные В. Л. Комаровым во «Флоре СССР» (1935). Такая таксономическая схема рода принята как исходная при составлении сводной таблицы кариотипов купен СССР (см. таблицу) и при последующем систематическом сравнении.

Для описания видовых кариотипов использовался материал коллекции купен, высаженной в открытом грунте и в оранжереях Ботанического института АН СССР (БИН) в Ленинграде.[1] Отдельные виды представлены в большой повторности. Посадка купен корневищами обеспечила возможность морфологического сравнения живых растений разных видов, наблюдение за внутривидовой изменчивостью и многократный отбор корешков для кариологического исследования.

Всего культивировалось 12 видов купен, собранных в СССР. В коллекции отсутствовали довольно широко распространенный в азиатской части СССР *P. sibiricum* Redoute и редкие дальневосточные — *P. inflatum* Kom., *P. desoulavyi* Kom. и *P. acuminatifolium* Kom.

Моя основная задача сводилась к выявлению видового и внутривидового разнообразия кариотипов купен и их описанию для последующего сравнения. Особое внимание уделялось полиморфным и близкородственным видам, а также видам с налегающими ареалами. Метафазные пластинки для изучения кариотипов в основном получены методом давленых препаратов (методика изготовления препаратов применительно к купенам описывалась мною раньше, — Абрамова, 1965). Для более полного представления о кариотипах рода были также использованы литературные сведения.

При описании кариотипов в литературе используется различная цитологическая терминология, а для составления их формул — разные буквенно-цифровые обозначения. Поскольку и терминология, и обозначения сильно различаются, мною были выбраны сочетания, наиболее удобные для данных целей (Sato, 1942; Battaglia, 1955а, б, 1959). Хотелось, чтобы даже при отсутствии рисунков формула давала полное представление о кариотипе и при сравнении формул имелась возможность оценивать сходство и различия сравниваемых кариотипов. По размерам выделены 3 класса хромосом. Они обозначены начальными буквами английских названий: длинные (L), средние (M), короткие (S). Морфологическая характеристика хромо-

[1] См. работу Л. И. Абрамовой (1965).

Кариотипы видов рода *Polygonatum* Советского Союза

№ п/п	Таксон	Типы хромосом													Число хромосом		Формула кариотипа	Таблица рисунков	№ гербарных образцов
		L_m	L_m^c	L_a	M_m	M_m^c	M_s	M_s^c	M_a	M_a^c	S_m	S_s	S_m^c	S_a	2n	3n			
	Секция *Polygonatum*																		
	Ряд 1. *Polygonatum*																		
1	*Polygonatum odoratum*																		
	Кариотип 1	1	—	—	1	1	3	—	—	—	2	—	1	1	20	—	$1L_m + 1M_m + 1M_m^c + 3M_s + 2S_m + 1S_m^c + 1S_a$	III, *а*	1
	Кариотип 2	1	—	—	—	1	4	—	—	—	2	—	1	1	20	30	$1L_m + 1M_m^c + 4M_s + 2S_m + 1S_m^c + 1S_a$	III, *б*	2
	Кариотип 3	1	—	—	1	—	4	—	—	—	2	—	1	1	20	—	$1L_m + 1M_m + 4M_s + 2S_m + 1S_m^c + 1S_a$	III, *в*	3
	Кариотип 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29	$2(1L_m + 1M_m + 1M_m^c + 3M_s + 2S_m + 1S_m^c + 1S_a) + 1(1L_m + 4M_s + 1M_a + 1S_m + 1S_s + 1S_a)$	—	4
2	*Polygonatum glaberrimum*																		
	Кариотип 1	1	—	—	1	1	3	—	—	—	2	—	1	1	20	—	$1L_m + 1M_m + 1M_m^c + 3M_s + 2S_m + 1S_m^c + 1S_a$	III, *г*	5
	Кариотип 2	1	—	—	1	—	4	—	—	—	2	—	1	1	20	—	$1L_m + 1M_m + 4M_s + 2S_m + 1S_m^c + 1S_a$	III, *д*	6
3	*Polygonatum maximoviczii*	1	—	—	—	1	4	—	—	—	—	2	1	1	20	—	$1L_m + 1M_m^c + 4M_s + 2S_s + 1S_m^c + 1S_a$	III, *е*	7
4	*Polygonatum humile*	1	—	—	—	1	3	—	—	1	1	2	—	1	20	—	$1L_m + 1M_m^c + 3M_s + 1M_a^c + 1S_m + 2S_s + 1S_a$	III, *ж*	8
5	*Polygonatum latifolium*	1	—	—	—	1	3	—	—	1	2	1	—	1	20	—	$1L_m + 1M_m^c + 3M_s + 1M_a^c + 2S_m + 1S_s + 1S_a$	III, *з*	9
	Ряд 2. *Parviflorae* Kom.																		
6	*Polygonatum polyanthemum*																		
	Кариотип 1	1	1	—	—	—	3	—	—	—	1	2	1	—	18	27	$1L_m + 1L_m^c + 3M_s + 1S_m + 2S_s + 1S_m^c$	III, *и*	10

№ п/п	Таксон	Типы хромосом													Число хромосом		Формула кариотипа	Таблица рисунков	№ гербарных образцов
		L_m	L_m^c	L_a	M_m	M_m^c	M_s	M_s^c	M_a	M_a^c	S_m	S_s	S_m^c	S_a	2n	3n			
	Ряд 3. *Teretes* Kom.																		
7	*Polygonatum multiflorum* Кариотип 1	1	—	—	—	1	3	—	—	1	1	1	—	1	18	—	$1L_m + 1M_m^c + 3M_s + 1M_a^c + 1S_m + 1S_s + 1S_a$	III, *к*	11
	Кариотип 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28	$2(1L_m + 4M_s + 1M_a + 1S_m + 1S_s + 1S_a) + 1(1L_m + 1M_m^c + 4M_s + 2S_m + 1S_m^c + 1S_a)$	—	12
	Ряд 4. *Bracteatae* Kom.																		
8	*Polygonatum involucratum*	1	—	—	—	1	3	—	—	1	1	1	—	1	18	—	$1L_m + 3M_s + 1M_m^c + 1M_a^c + 1S_m + 1S_s + 1S_a$	III, *л*	13
	Секция *Verticillata* Bak. Ряд 5. *Verticillatae* Kom.																		
9	*Polygonatum verticillatum*	—	—	5	—	—	—	1	3	—	2	3	—	—	28	—	$5L_a + 3M_a + 1M_s^c + 2S_m + 3S_s$	III, *м*	14
10	*Polygonatum roseum*	—	—	5	—	—	—	1	3	—	2	3	—	—	28	—	$5L_a + 3M_a + 1M_s^c + 2S_m + 3S_s$	III, *н*	15
11	*Polygonatum stenophyllum*	1	—	4	—	—	2	1	2	—	2	3	—	—	30	—	$1L_m + 4L_a + 2M_s + 2M_a + 1M_s^c + 2S_m + 3S_s$	III, *о*	16
12	*Polygonatum sewerzovii*	—	1	4	—	—	—	—	4	1	—	3	—	—	26	—	$1L_m^c + 4L_a + 4M_a + 1M_a^c + 3S_s$	III, *п*	17
13	*Polygonatum sibiricum*	—	—	1	—	—	—	1	5	1	7	3	—	—	36	—	$1L_a + 1M_s^c + 5M_a + 1M_a^c + 7S_m + 3S_s$	III, *р*	—

сом основана на положении первичной перетяжки-центромеры. При срединном положении центромеры различаются медианная центромера (в таком случае хромосомы равноплечие), метацентрические (m) и субмедианная центромера (s) у хромосом неравноплечих, субметацентрических. При положении центромеры, близком к концу хромосомы, т. е. при субтерминальной центромере, хромосомы будут резко неравноплечими, акроцентрическими (a) (Battaglia, 1955a, б; Прокофьева-Бельговская, 1966).

Представляется удобным буквенно-цифровую характеристику хромосомы составлять из большой заглавной буквы, обозначающей ее размер, и маленькой буквы, расположенной ниже строки и отмечающей положение ее центромеры; наличие вторичной перетяжки (c) и спутника (t) указывать в виде индекса, т. е. писать выше строки у большой буквы, определяющей размеры хромосом. Цифры перед заглавными буквами указывают на число пар сходных хромосом в кариотипе вида. Видовой кариотип состоит из совокупности всех типов хромосом, определенных при изучении метафазных пластинок. На повторность в кариотипе основного числа хромосом указывает цифра перед скобками, в которых заключено буквенно-цифровое обозначение гаплоидного набора. Для кариосистематических сравнений вида такие формулы очень удобны. В соответствии с принятой системой описания у исследованных мною видов рода обнаружены 13 типов хромосом (см. таблицу).

В сводной таблице приведены буквенно-цифровые характеристики видовых кариотипов; ограничимся некоторыми дополнительными сведениями и указанием характерных особенностей.

Виды *Polygonatum,* основные числа и кариотипы

1. *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce в системе рода обладает наиболее широким ареалом и отличается значительным популяционным разнообразием. Вид подвергался неоднократным кариологическим исследованиям с определением хромосомных чисел (Berg, 1933, 2n=20; Maude, 1939, 2n=26, 28, 30; Dark in Maude, 1939, 2n=29). Основным числом на протяжении всего ареала является 10. Отклонения встречаются редко. Так, в ботаническом саду Ленинградского университета обнаружено растение гибридогенного происхождения с кариотипом 2n=29=10+10 (*P. odoratum*) +9 (*P. multiflorum*), а в деревне Мичуринское — триплоид 2n=30 (Абрамова, 1970).

При устойчивости числа хромосом морфология их в разных популяциях существенно отличается главным образом по расчленению в классе средних хромосом. Это позволяет уже сейчас выделить три разных кариотипа, без учета гибридного образца (см. таблицы и рисунки: табл. I, *а, б, в*).

Первый кариотип (табл. I, *а*) с наибольшим морфологическим разнообразием хромосом выявлен в популяциях из Ленинградской обл., Приозерского района, пос. Отрадное; Карельской АССР, с о. Валаама; из Пермской обл., окрестностей г. Пермь; из Новосибирской обл., окрестностей академического городка близ г. Новосибирска (2 образца); из Приморского края, окрестностей г. Владивостока (биостанция).

Второй кариотип (табл. I, *б*) с меньшим разнообразием хромосом встречен у большого числа образцов, собранных в основном на территории Ленинградской области. Местонахождения изученных популяций: Ленинградская обл., побережье Финского залива, форт Серая лошадь; Выборгский район, деревня Мичуринское; Кингисеппский район, ст. Котлы; ботанический сад Ленинградского университета; Саратовская обл., окрестности г. Саратова; Иркутская обл., склон Приморского хребта, побережье оз. Байкал, с. Большие Коты; Финляндия, окрестности Хельсинки.

Третий кариотип (табл. I, *в*) морфологически самый простой, отличается отсутствием вторичного расчленения в классах больших и средних хромосом. Обнаружен у образцов из Иркутской обл., из окрестностей Иркутска; с Дальнего Востока, Приморского края, ботанического сада в г. Владивостоке и из Ленинградской обл., Кингисеппский район, у оз. Глубокого.

2. *Polygonatum glaberrimum* C. Koch ограничен в распространении Кавказом. Кариологически изучен недавно (Абрамова, 1965); исследования показали значительное сходство его кариотипов с кариотипами *P. odoratum*. Основное число равно 10 у всех изученных экземпляров.

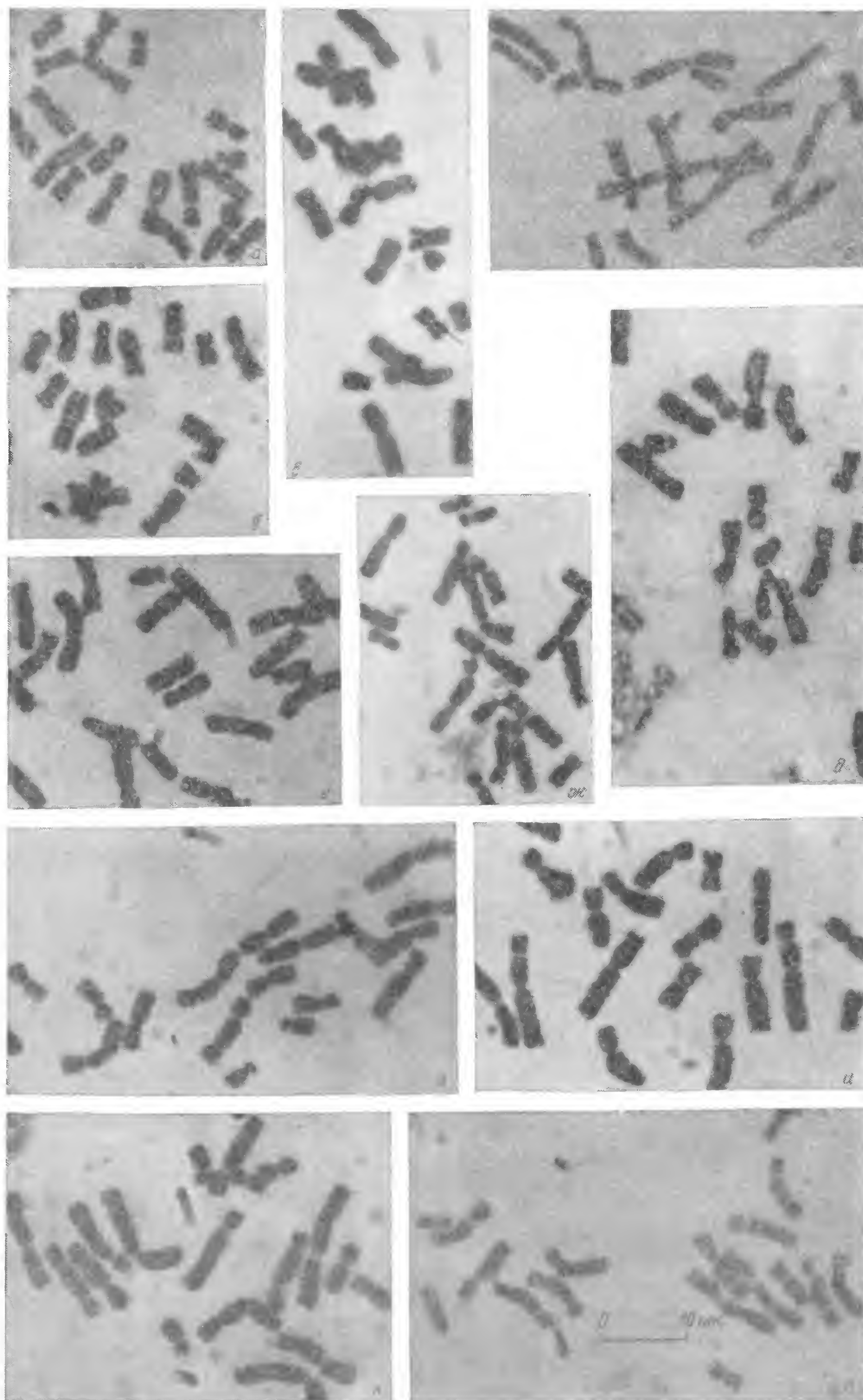


Таблица I

Метафазные пластинки из корешков: *а* — *Polygonatum odoratum* (Новосибирская обл., окрестности академгородка г. Новосибирска), 2n=20, тип I; *б* — *P. odoratum* (Ленинградская обл., побережье Финского залива, форт Серая Лошадь), 2n=20, тип II; *в* — *P. odoratum* (Ленинградская обл., Кингисеппский р-он, у оз. Глубокого), 2n=20, тип III; *г* — *P. glaberrimum* (Ставропольский край, окрестности г. Пятигорска, гора Машук), 2n=20, тип I; *д* — *P. glaberrimum* (Грузинская ССР, окрестности с. Хашми), 2n=20, тип II; *е* — *P. maximoviczii* (о. Сахалин, окрестности г. Южно-Сахалинска), 2n=20; *ж* — *P. humile* (Приморский край, ботанический сад в окрестностях г. Владивостока), 2n=20; *з* — *P. latifolium* (Крымская обл., окрестности с. Планерского), 2n=20; *и* — *P. polyanthemum* (Грузинская ССР, Лагодехский заповедник, гора Большой Хочал), 2n=18; *к* — *P. multiflorum* (Кавказ), 2n=20; *л* — *P. involucratum* (Приморский край, окрестности г. Владивостока), 2n=18.

Два кариотипа, обнаруженные у этого вида, морфологически сходны с первым и третьим кариотипами *P. odoratum*; различие кариотипов сводится к тому, что у 1-го кариотипа (табл. I, *г*) имеется одна пара средних почти равноплечих хромосом со вторичной перетяжкой, а у 2-го кариотипа (табл. I, *д*) вместо нее одна пара средних неравноплечих хромосом.

Места сбора образцов с 1-м кариотипом: РСФСР — Ставропольский край, окрестности г. Пятигорска, гора Машук; Грузинская ССР — склон Сагурамского хребта; нижнее течение р. Храми; Сухумский ботанический сад; окрестности г. Сухуми, Каштак; Лагодехский заповедник, гора Большой Хочал.

Со 2-м кариотипом: Грузинская ССР — Циви-Гамборский перевал; окрестности с. Хашми.

3. *Polygonatum maximoviczii* Fr. Schmidt в СССР кариологически изучался впервые. Основное число, по моим определениям, равно 10 (табл. I, *е*). Образцы получены с о. Сахалин: Южно-Сахалинский район, берег р. Рогатки; окрестности г. Южно-Сахалинска. Ранее известны определения 2n=20 японских авторов для *P. odoratum* var. *maximoviczii* (Inoue, 1965).

4. *Polygonatum humile* Fisch., по литературным источникам (Hasegawa, 1933; Inoue, 1965) и моим данным, имеет основное число, равное 10 (табл. I, *ж*). Морфологически кариотип сходен у всех изученных экземпляров. Исследовались образцы из Новосибирской обл., окрестностей г. Новосибирска и с Дальнего Востока, из ботанического сада в окрестностях г. Владивостока и из бухты Патрокла.

5. *Polygonatum latifolium* Desf. кариологически уже изучался, основное число n=10 (табл. I,*з*). Мною изучен образец из Крыма, окрестности сел. Планерского.

6. *Polygonatum polyanthemum* (Bieb.) Dietr. имеет основное число 9 (табл. I, *и*) (Абрамова, 1965). Кариотип морфологически устойчивый из всех многочисленных мест сбора. РСФСР — Ставропольский край, Тебердинский гос. заповедник; Северо-Осетинская АССР, Терский перевал; Краснодарский край, окрестности сел. Дагомыс; Грузинская ССР — окрестности г. Сухуми, долина р. Келасури; Каштак, сел. Одиши; Лагодехский заповедник, гора Большой Хочал; Армянская ССР — окрестности г. Дилижана. Один образец с Кавказа оказался триплоидом с 2n=27.

7. *Polygonatum multiflorum* (L.) All. кариологически изучался из разных частей обширного ареала. Для этого вида известны основные числа 9 и 10 (Berg, 1933, 2n=18; Dark, in Maude, 1939, 2n=30; Eigsti, 1942, 2n=24; Suomalainen, 1947, 2n=20, 28). В моих определениях встречались образцы с основным числом 9 (табл. I, *к*), редко 10 (Абрамова, 1965). Только у образца, полученного из Главного ботанического сада в Москве, 2n=28; исходя из морфологического анализа кариотипа, имеются основания считать его гибридным, получившимся в результате скрещивания *P. multiflorum*×*P. odoratum*, 2n=9+9 (*P. multiflorum*)+10 (*P. odoratum*).

Места сбора изученных образцов: Ленинград, сад БИНа; Ленинградская обл., парк Старого Петергофа; Горьковская обл., окр. г. Горького; Москва, Главный ботанический сад; Белгородская обл., заповедник «Лес на Ворскле»; Аджарская АССР, окрестности сел. Кеда.

8. *Polygonatum involucratum* Maxim. до последнего времени кариологически не изучался. Основное число 9 (табл. I, *л*) приводится впервые; морфологически кариотип обнаруживает полное сходство с кариотипом *P. multiflorum*. Исследовались образцы с Дальнего Востока: Приморский край, г. Владивосток, близ биостанции и в 19 км от станции.

9. *Polygonatum verticillatum* (L.) All. является одним из видов с широким ареалом, что, по-видимому, определило его кариологическую изученность. Судя по литературным данным, этот вид отличается большим популяционным разнообразием и это получило свое отражение в большом числовом варьировании кариотипов, приводимых разными авторами. Указываются следующие диплоидные наборы у *P. verticillatum*: 2n=27,

28 (Berg, 1933); 2n=30, 84 (Dark, in Maude, 1939); 2n=90 (Suomalainen, 1947); 2n=24 (Mattick, in Tischler, 1950); 2n=60, 86—91 (Therman, 1953a); 2n=64 (Kumar, 1959); 2n=66 (Mehra a. Pathania, 1960).

Мною исследовались только кавказские популяции вида из следующих местонахождений: РСФСР — Ставропольский край, Тебердинский

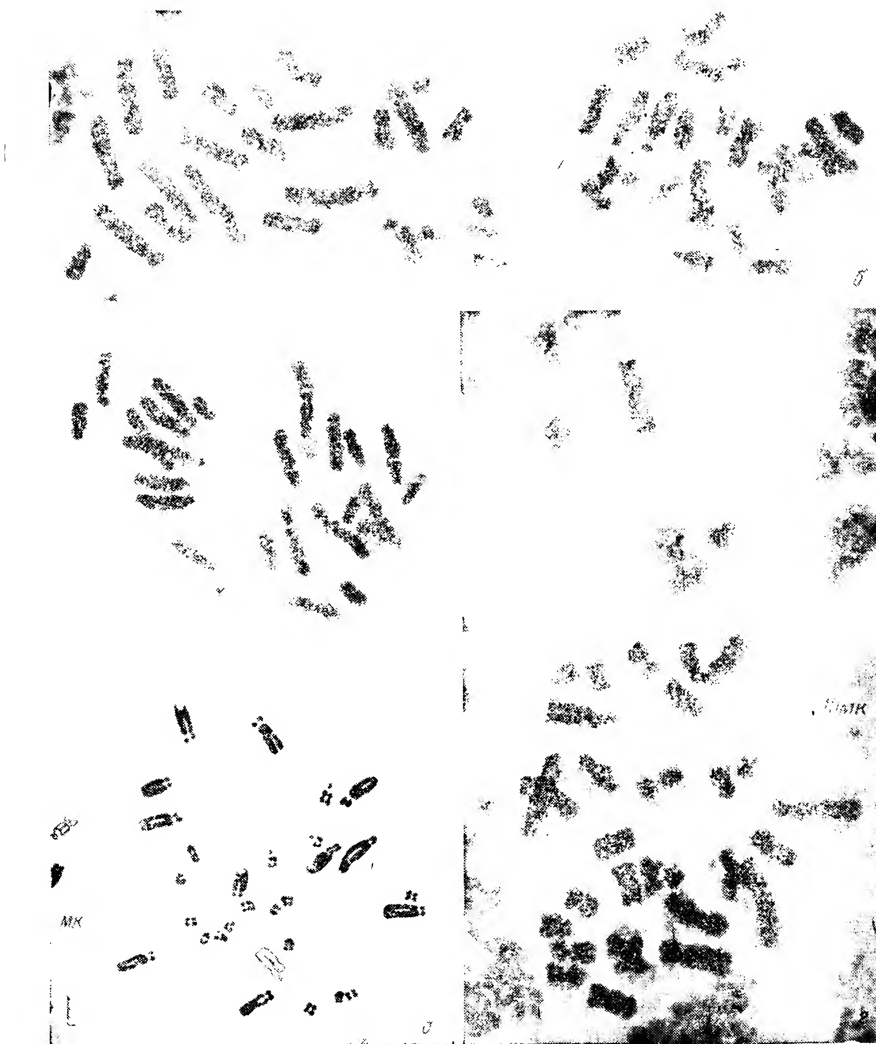


Таблица II

Метафазные пластинки из корешков: *а* — *Polygonatum verticillatum* (Грузинская ССР, Лагодехский заповедник, гора Большой Хочал), 2n=28; *б* — *P. roseum* (Киргизская ССР, Сары-Челекский заповедник), 2n=28; *в* — *P. stenophyllum* (Приморский край, ботанический сад в окрестностях г. Владивостока), 2n=30; *г* — *P. sewerzovii* (Таджикская ССР, окрестности г. Душанбе, Варзобское ущелье), 2n=26; *д* — *P. sibiricum* (рис. Мера и Патания, 1960), 2n=36.

гос. заповедник; Кабардино-Балкарская АССР, Баксанское ущелье. Грузинская ССР — Лагодехский заповедник, гора Большой Хочал.

Все изученные образцы обнаружили кариотипическую однородность в морфологии хромосомных наборов и в постоянстве основного числа, равного 14 (табл. II, *а*).

10. *Polygonatum roseum* (Ledeb.) Kunth характеризуется полным кариотипическим сходством с *P. verticillatum*, несмотря на устойчивые морфологические отличия самих растений. По результатам моих исследований и по данным Терман (Therman, 1953a), основное число равно 14

(табл. II, *б*). Место сбора: Киргизская ССР — Ошская обл., Джангаджанский район, Чаткальский хребет, Бахгобсай, Сары-Челекский заповедник.

11. *Polygonatum stenophyllum* Maxim. кариологически изучен на немногих экземплярах. Определение А. П. Соколовской (1966) основного числа, равного 15, совпадает с моими данными. Образец был получен с Дальнего Востока — Приморский край, ботанический сад в окрестностях г. Владивостока (табл. II, *в*).

12. *Polygonatum sewerzovii* Regel кариологически изучен впервые, по сборам из Таджикской ССР — окрестности г. Душанбе, Варзобское ущелье. Основное число равно 13 (табл. II, *г*), кариотип обладает некоторыми морфологическими особенностями, отличающими его от других видов секции *Verticillata*.

13. *Polygonatum sibiricum* Redoute из-за отсутствия живого материала кариологически мною не изучался. Кариотип, приводимый Суомалайнен (Suomalainen, 1947), 2n=20, 21, ошибочно приписывался этому виду и по морфологии хромосом типичен для видов секции *Polygonatum*. Описание видового кариотипа *P. sibiricum* составлено по идиограмме Мера и Патания (Mehra a. Pathania, 1960) при 2n=23 (табл. II, *д*) и соответственно основывается на сборах из Восточных Гималаев.

А. П. Соколовской (1966) были определены числа хромосом у *P. desoulavyi* Kom. 2n=18 и у *P. inflatum* Kom. 2n=22, но без морфологической характеристики кариотипов этих видов.

Кариотипическое строение купен

Далеко не во всех случаях признаки видовых кариотипов могут быть использованы для целей систематики растений. Прежде всего это касается тех родов, виды которых имеют совершенно однотипный набор хромосом, с одними и теми же числами и морфологически неразличимыми хромосомами. Значительные трудности возникают при анализе групп видов с большими числами хромосом в кариотипах и видов с очень мелкими хромосомами. При существующей технике цитологических исследований еще мало возможностей для того, чтобы уловить морфологическую индивидуальность мелких хромосом и проводить их сравнение.

Но главное все же заключается в том, что морфология хромосомного набора является только одним аспектом общей структуры организма и при оценке степени различия двух форм нельзя делать заключения без учета других определяющих таксономических признаков (White, 1945: 150).

По структуре и разнообразию видовых кариотипов род *Polygonatum* является благодатным объектом для кариосистематических исследований. К настоящему времени накопился и некоторый фактический материал, охватывающий далеко не все виды, но из разных генетических групп, из многих географически удаленных мест ареалов.

Наиболее обстоятельные кариологические исследования купен выполнены Терман; первые ее сообщения под фамилией Суомалайнен (1947), затем Терман-Суомалайнен (Therman-Suomalainen, 1949) и позже Терман (Therman, 1953 а, б). Ценные данные содержатся также в исследованиях Хазегавы (Hasegawa, 1933), Сато (Sato, 1942), Кумар (Kumar, 1959, 1960а, б), Мера и Патания (Mehra a. Pathania, 1960), Кавано и Илтиса (Kawano a. Iltis, 1963), Инуе (Inoue, 1965), Арано и Накамура (Arano a. Nakamura, 1967). В некоторых из этих работ приводятся иногда противоречивые сведения, основанные, возможно, на неточных видовых определениях. И тем не менее в совокупности они характеризуют видовую и популяционную изученность рода, а также направления и пути таксономической оценки кариотипов.

Все числовые характеристики видовых кариотипов рода, полученные к настоящему времени, обобщены в сводке «Хромосомные числа цветковых растений» (1969).

В кариосистематическом плане прежде всего заслуживают внимания устойчивые различия кариотипов трех групп видов, которые таксономически укладываются в секции, установленные Бекером (Baker, 1875). На этом уже останавливалась Терман (1953а), которая подчеркнула, что хромосомы видовых кариотипов секции *Polygonatum* имеют наиболее крупные размеры, преобладают медианные хромосомы. У видов секции *Verticillata* кариотипы состоят из более мелких, в большинстве субтерминальных, хромосом и включают особый тип средних неравноплечих хромосом с сегментом на дистальном конце длинного плеча. Различны также и основные числа, в первой секции — 9, 10, во второй — 13, 14, 15.

Типы хромосом секции *Oppositifolia* встречаются или у отдельных видов, или же являются характерными для всех видов секции *Verticillata*. В кариотипах купен из секции *Polygonatum* известны только некоторые общие с этой секцией типы хромосом. Это дает основание Кумар (Kumar, 1960а) предполагать близкие генетические связи между секциями *Oppositifolia* и *Verticillata*.

Приводимые сведения о кариосистематических признаках секций рода *Polygonatum* опираются на разный объем использованного материала, в полную меру их отличия выступят только после изучения всех видов рода в значительном популяционном разнообразии.. Кариосистематические особенности секций в общем совпадают с морфолого-географическими.

Внутри этих трех секций намечаются свои кариологические различия. которые могут использоваться при обосновании видовых объединений более низкого таксономического ранга, например рядов, предложенных В. Л. Комаровым. Вполне естественно, что одних этих различий недостаточно для таксономических построений и необходимо, чтобы они были дополнены рядом других признаков.

Подробнее мною прослежено разнообразие видовых кариотипов в секции *Polygonatum*, так как, во-первых, в пределах СССР больше всего произрастает купен из этой секции, и, во-вторых, удалось собрать богатый материал из многих популяций именно этой группы видов и прежде всего *P. odoratum*.

Еще Терман (Suomalainen, 1947) предложила выделять два типа хромосомных наборов у видов секции *Polygonatum*, обозначив их как *officinale*-тип и *latifolium*-тип. Большее число изученных видов купен позволяет увеличить число выделяемых типов до четырех и уточнить их понимание.

Первый, *P. odoratum*-тип, ранее называемый по Терман *officinale*-тип, основывается на типичных особенностях кариотипа *Polygonatum odoratum* и близкородственных ему видов. Отличие их кариотипов заключается в присутствии одной пары коротких неравноплечих хромосом со вторичной перетяжкой в средней части более длинного плеча, а также в постепенном переходе от средних хромосом к коротким. Кариотип, показанный на кариограмме, имеет сравнительно симметричный вид (табл. III, *а, б, в*), различие в соотношении плеч у средних неравноплечих хромосом мало выражено. Первая пара хромосом со вторичными перетяжками у образцов из различных местообитаний то имеет вторичные перетяжки, то остается без перетяжек. Кроме *P. odoratum*, такой кариотип характерен также для *P. glaberrimum* (табл. III, *г, д*).

Второй, *P. latifolium*-тип, обнаруживается у *P. latifolium*, *P. multiflorum*, *P. humile*, *P. involucratum* (табл. III, *ж, з, к, л*). Для кариотипов этих купен характерна одна пара средних резко неравноплечих хромосом со вторичной перетяжкой на дистальном конце длинного плеча. Заметно выступает различие средних и коротких хромосом; средние неравноплечие хромосомы более близки к резко неравноплечим хромосомам. У видов с 2n=18 и у видов с 2n=20 первая пара со вторичными перетяжками представлена средними почти равноплечими хромосомами с перетяжкой на дистальном конце более длинного плеча. Этот тип хромосом одинаков в кариотипах двух рассмотренных групп.

Третий, *P. maximoviczii*-тип, обосновывается мною по кариотипу *P. maximowiczii* (табл. III, *е*). Несмотря на морфологическую близость этого вида к *P. odoratum*, что заставляет некоторых исследователей объединять их в один вид, кариотипы их несут хорошо заметные различия. Одна пара коротких неравноплечих хромосом со вторичной перетяжкой

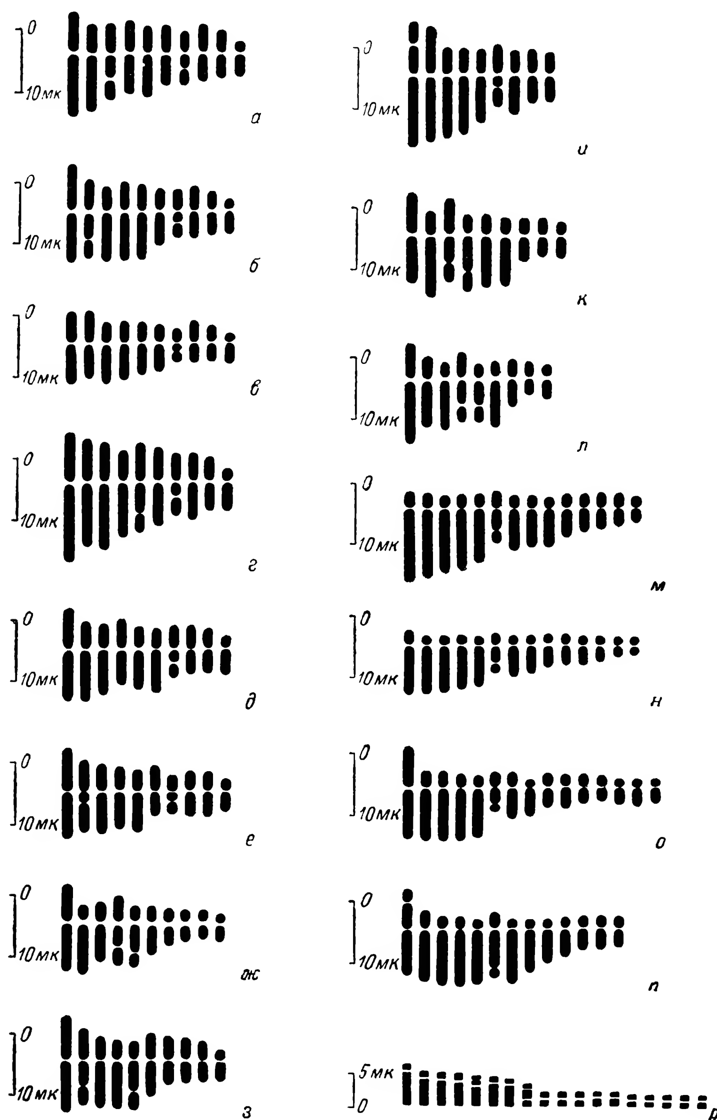


Таблица III

Кариограммы гаплоидных наборов: *а, б, в* — *Polygonatum odoratum* I, II, III-типы; *г, д* — *P. glaberrimum* I и II-типы; *е* — *P. maximoviczii*; *ж* — *P. humile*; *з* — *P. latifolium*; *и* — *P. polyanthemum*; *к* — *P. multiflorum*; *л* — *P. involucratum*; *м* — *P. verticillatum*; *н* — *P. roseum*; *о* — *P. stenophyllum*; *п* — *P. sewerzovii*; *р* — *P. sibiricum* (рис. Мера и Патания, 1960).

здесь такая же, как в типе *P. odoratum*, но другая относится к средним равноплечим хромосомам со вторичной перетяжкой на проксимальном конце одного из плеч.

Четвертый, *P. polyanthemum*-тип (табл. III, *и*), представлен у подробно изученного мною кавказского вида *P. polyanthemum*. У *P. polyanthemum*-типа вторая пара хромосом со вторичными перетяжками совершенно такая же, как и у *P. odoratum*. А первая пара хромосом со вторичными перетяжками относится к длинным равноплечим хромосомам со вторичной перетяжкой на дистальном конце более короткого плеча.

Основываясь на материалах японских цитологов (Matsuura a. Sutô, 1935), Терман (Suomalainen, 1947) высказала предположение, что *P. humile*, *P. lasianthum* и *P. maximoviczii* принадлежат к *P. latifolium*-типу.

Данные, полученные нами, не вполне согласуются с представлениями Терман и прежде всего потому, что кариотип *P. maximoviczii*, по-моему, заслуживает выделения в особый тип, имеющий больше сходства с типом *P. odoratum*, а не *P. latifolium*.

Сопоставление японских видов секции *Polygonatum* с европейскими видами представляет большие трудности, так как литературные данные противоречивы. Так, по Сато (1942), *P. falcatum* имеет 2n=20 и, судя по рисунку и приводимой формуле, принадлежит к типу *P. odoratum*. Подтверждение этому мы находим и у Арано и Накамуры (1967). По данным же Хазегава (1933) и Инуе (1965), диплоидный набор этого вида 2n=18 и, судя по рисунку, кариотип его сходен с типом *P. latifolium*. Для *P. japonicum* указывается кариотип с 2n=20 (Hasegawa, 1933) с отнесением его к типу *P. odoratum*.

Вся эта путаница, возможно, возникла из-за систематически неоднородного материала при кариологических исследованиях или же зависит от разного понимания видов.

По результатам изучения купен из секции *Polygonatum*, произрастающих в Японии, Инуе в 1965 г., основываясь на отношении числа субтерминальных хромосом к их общему числу, выделяет две группы кариотипов: тип *falcatum* и тип *odoratum*. Такое подразделение, вероятно, совершенно тождественно делению на типы *P. latifolium* и *P. odoratum* в применении к европейским и американским видам.

Что касается кариотипов североамериканских *P. biflorum* и *P. commutatum*, то они, по Терман (1953 б), близки к кариотипам европейских видов и относятся к типу *P. latifolium*.

У видов секции *Verticillata* наблюдается значительно большее морфологическое разнообразие кариотипов, чем у видов секции *Polygonatum*, что затрудняет выделение в ее объеме типов хромосомных наборов, общих для нескольких видов. Было бы преждевременным считать кариосистематический анализ секции *Verticillata* сколько-нибудь законченным, но также рискованно без дальнейшего накопления сведений о видовых кариотипах секции продолжать анализ. Иначе это грозит выделением в отдельные монотипные группы каждого из уже исследованных видовых кариотипов.

Создавшееся положение, вероятнее всего, зависит от недостаточно полного видового обзора кариотипов секции и изменится только в результате дальнейших исследований с использованием для оранжерейной культуры зарубежного посадочного материала. Известно, что наибольшее разнообразие видов этой секции наблюдается в Китае, Вьетнаме и Восточных Гималаях.

Подтверждением высказанного предположения служит несомненное кариотипическое обособление *P. verticillatum*-типа, который обнаруживается не только у *P. verticillatum*, но и у *P. roseum* (табл. III, *м*, *н*).

Насколько можно судить по имеющимся литературным источникам (Hara, 1966), кариотипы видов секции *Oppositifolia* отличаются большим морфологическим однообразием хромосомных наборов.

Таким образом, кариологическими данными вполне подтверждается групповая обособленность видов, издавна объединяемых внутри рода *Polygonatum* в три секции. Подразделение рода только на несколько таксономически равнозначных рядов представляется неоправданным. Вместе с тем ряды, намеченные В. Л. Комаровым применительно ко флоре СССР при редактировании обработки рода *Polygonatum*, выполненной О. Э. Кнорринг (1935), находят свое место внутри секций Бекера.

Установленные по морфологическому сходству четыре группы видовых кариотипов купен из секции *Polygonatum*, обозначенные как *P. odoratum*-тип, *P. maximoviczii*-тип, *P. latifolium*-тип и *P. polyanthemum*-тип, не обнаруживают строгой приуроченности к видам одного ряда. Одним

морфологическим типом хромосомного набора не удается охарактеризовать все виды одного ряда. С одной стороны, возможны случаи кариотипической однородности видов по анатомо-морфологическим признакам, относимым к разным рядам. С другой стороны, в объеме некоторых рядов наблюдается значительное кариотипическое разнообразие, ряды являются кариотипически неравноценными. Вопрос здесь, видимо, заключается не в правильности выбора объема ряда, а в разной кариологической специализации рядов, что вскрыто исследованиями Г. А. Левитского (1931а).

В этом отношении ряд *Polygonatum* охватывает виды с кариотипами 1) *P. odoratum*-типа: *P. odoratum*, *P. glaberrimum*; 2) *P. maximoviczii*-типа: *P. maximoviczii* и 3) *P. latifolium*-типа: *P. latifolium*, *P. humile*. Другие ряды не обладают таким кариотипическим разнообразием. Ряд *Parviflorae* объединяет виды с кариотипами *P. polyanthemum*-типа; ряд *Teretes* — *P. latifolium*-типа; ряд *Bracteatae* — *P. latifolium*-типа.

В то же время геномы *P. odoratum*-типа обнаружены только у видов ряда *Polygonatum*, а *P. latifolium*-типа — у видов рядов *Polygonatum, Teretes, Bracteatae*. Отсюда может напрашиваться, как предварительный вывод, предположение, что ряд *Polygonatum* является исходным по отношению к другим.

Сопоставление морфологии кариотипов с их числовыми характеристиками расширяет возможности для установления генетических связей между видами разных рядов. Так, представляется возможным происхождение кариотипов *P. maximoviczii*-типа и *P. polyanthemum*-типа от *P. odoratum*-типа.

Основным исходным числом в секции *Polygonatum*, по Терман (Suomalainen, 1947), является x=10, от которого x=9 произошло в результате транслокации или неравного обмена между двумя хромосомами у видов с x=10. Принимая это во внимание, а также учитывая то, что *P. odoratum*-тип в этой секции отличается наименьшей степенью асимметрии и дифференциации хромосом, наиболее примитивными видами можно считать те, которые будут иметь x=10 и кариотип *P. odoratum*-типа, т. е. вид *P. odoratum* и близкий к нему *P. glaberrimum*.

Виды секции *Verticillata* отличаются не только морфологическим, но и числовым разнообразием (табл. III, *н, о, п, р*). Ввиду отсутствия гибридных форм между ними, пока трудно установить исходное число из известных чисел x=13, 14, и 15.

То же можно сказать и о секции *Oppositifolia*, хотя и по другой причине. Здесь выяснение исходных видов затрудняется большим морфологическим однообразием кариотипов всех изученных видов.

В цитологических и кариосистематических работах при оценке кариотипов основное внимание уделяется, во-первых, их асимметричности и, во-вторых, степени дифференцированности хромосом (Левитский, 1931а, б; Therman, 1956; Stebbins, 1950, 1966). Из трех секций рода *Polygonatum* по структуре кариотипов производными и более продвинутыми являются секции *Verticillata* и *Oppositifolia*. Кариотипы видов секции *Polygonatum* обладают признаками большей морфологической простоты, что позволяет считать их исходными в становлении рода.

Выводы

Сравнительное кариологическое изучение 12 видов рода *Polygonatum* Mill., произрастающих в СССР, подтвердило наличие групповых признаков в хромосомных наборах видов, ранее отмеченное Терман (Therman, 1953б).

Обосновано большее число групп кариотипов. Так, в секции *Polygonatum* выделены четыре группы кариотипов: *P. odoratum*-тип, *P. latifolium*-тип, *P. maximoviczii*-тип и *P. polyanthemum*-тип. Морфологическое разнообразие видовых кариотипов при небольшом числе видов купен из секции *Verticillata* в Советском Союзе позволило установить только общесекционные признаки. Для выделения групп кариотипов

в объеме этой секции понадобится дополнительное изучение зарубежных видов.

При кариотипическом сопоставлении выясняется, что более высокому морфологическому уровню развития видов секции *Verticillata* (мутовчатое расположение узких линейных листьев и цветки небольших размеров) соответствует бо́льшая продвинутость кариотипов. Признаками такой продвинутости считаются асимметрия кариотипов, отсутствие длинных равноплечих хромосом и некрупные размеры хромосом. Кариотипы у видов секции *Polygonatum* характеризуются большей морфологической простотой; наибольшей морфологической простотой отличается *Polygonatum odoratum*, поскольку при x=10 его кариотип обладает большей симметричностью. В этом отношении виды *P. latifolium*-типа обнаруживают продвинутость, чаще встречается x=9, кариотипы их асимметричны.

Секционные кариотипические отличия выступают достаточно отчетливо и могут использоваться в таксономических целях и при филогенетических исследованиях. Иначе обстоит вопрос с кариотипическими признаками рядов, при установлении которых исходили из чисто морфологических признаков растений. Здесь совпадение в признаках отсутствует и виды с хромосомными наборами одного типа могут принадлежать к разным рядам одной секции. Такое положение вполне объясняется выводами Г. А. Левитского (1931а) о том, что «изменения морфологии хромосом, обусловливающие различия в идиограммах идут далеко не всегда параллельно с изменениями внешне-морфологическими».

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И. (1965). Материалы к кариосистематике некоторых видов рода *Polygonatum* Mill. Бот. журн., 50, 11. — Абрамова Л. И. (1970). Кариологическая характеристика видов рода *Polygonatum* Mill. Цитология, 10. — Горовой П. Г. и Н. Н. Гурзенков. (1963). Новый для флоры СССР вид купены *Polygonatum inflatum* Kom. на Дальнем Востоке. Бот. журн., 48, 7. — Кнорринг О. Э. (1935). *Polygonatum* (Tourn.) Adans. Флора СССР, 4. — Левитский Г. А. (1931а). Морфология хромосом и понятие «кариотип» в систематике. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 1. — Левитский Г. А. (1931б). Морфология хромосом. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 1. — Прокофьева-Бельговская А. А. (1966). Микроскопическое строение хромосом. Руководство по цитологии, 2. — Соколовская А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. Вестн. Ленингр. унив., 3, сер. биолог., 1. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Arano H. a. T. Nakamura. (1967). Cytological studies in family *Liliaceae* of Japan. 1. The Karyotype analysis and its karyological consideration in some species of *Polygonatum*, *Disporum*, *Veratrum* and *Smilacina*. Kromosoma, 68. — Baker J. G. (1875). Revision of the genera and species of *Asparagaceae*. Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 14. — Battaglia E. (1955a). Chromosome morphology and terminology. Caryologia, 8, 1. — Battaglia E. (1955б). A system for the symbolic representation of karyotypes. Bull. Torrey Bot. Club, 82, 3. — Battaglia E. (1959). Il cariotipo di *Scilla hyacinthoides* L. (*Liliaceae*). Caryologia, 11, 3. — Berg K. H. von. (1933). Einige Beobachtungen zur Cytologie der Gattungen *Polygonatum* und *Convallaria*. Anz. Österreich. Akad. Wissensch. Math.-Nat. kl., 70, 24. — Eigsti O. J. (1942). A cytological investigation of *Polygonatum* using the colchicine-pollen tube technique. Amer. Journ. Bot., 29, 8. — Hara H. (1966). The Flora of Eastern Himalaya. — Hasegawa N. (1933). Chromosome numbers of some species in *Polygonatum*. Bot. Mag. (Tokyo), 47. — Inoue S. (1965). Cytogenetical studies of genus *Polygonatum*. 1. Karyotype analysis of some *Alternifolia* species in Japan. Kromosoma, 60. — Kawano S. a. H. Iltis. (1963). Cytotaxonomy of the genus *Polygonatum* (*Liliaceae*). 1. Karyotype analysis of some eastern North American species. Cytologia, 28, 3. — Kumar V. (1959). Karyotype in two Himalayan species of *Polygonatum*. Experientia, 15, 11. — Kumar V. (1960a). Cytological studies on the Himalayan species of *Polygonatum* — Group *Oppositifolia*. Proc. 47th. Ind. Sci. Congr. — Kumar V. (1960б). Karyotype in the Eastern Himalayan forms of *Polygonatum cirrifolium* Royll. Proc. 47th Ind. Sci. Congr. — Matsuura H. a. T. Sutô. (1935). Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants 1. Journ. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. 5, Bot., 5, 5. — Maude P. (1939). The Merton catalogue. A List of the chromosome numerals of species of British flowering plants. New Phytol., 38, 1. — Mehra P. N. a. R. S. Pathania. (1960). A cytotaxonomic study of the West Himalayan *Polygonatae*. Cytologia. 25, 2. — Sato D. (1942). Karyotype alteration and phylogeny in *Liliaceae* and allied families. Jap. Journ. Bot., 12, 1—2. — Stebbins G. L. (1950). Variation and evolution in plants. — Stebbins G. L. (1966). Chromosomal variation and evolution. Sciense, 152, 3728. — Suomalai-

n e n E. (1947). On the cytology of the genus *Polygonatum* group *Alternifolia.* Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A, Biol., 13. — T h e r m a n E. (1953a). On the cytology of the genus *Polygonatum.* Groups *Verticillata* and *Oppositifolia.* Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 25, 6. — T h e r m a n E. (1953б). Chromosomal evolution in the genus *Polygonatum.* Hereditas, 39, 1—2. — T h e r m a n E. (1956). Cytotaxonomy of the tribe *Polygonatae.* Amer. Journ. Bot., 43, 2. — T h e r m a n - S u o m a l a i n e n E. (1949). Investigation on secondary constrictions in *Polygonatum.* Hereditas, 35, 1 — T i s c h l e r G. (1950). Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. — W h i t e M. J. D. (1945). Animal Cytology and Evolution.

Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова, Ленинград.

(Получено 17 IX 1970).

УДК 633.122 : 546.27 : 633.12

М. Я. Школьник и Л. Н. Абышева

ВЛИЯНИЕ БОРНОЙ НЕДОСТАТОЧНОСТИ НА СОДЕРЖАНИЕ КАТЕХИНОВ, ЛЕЙКОАНТОЦИАНОВ И ФЛАВОНОЛОВ В ГРЕЧИХЕ *Fagopyrum esculentum* Moench

M. J. SHKOLNIK AND L. N. ABYSHEVA. THE EFFECT OF BORON DEFICIENCY ON THE CONTENT OF CATECHINES, LEUKOANTHOCYANINS AND FLAVONOLS IN THE BUCKWHEAT (*FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH)

Изучалось влияние борной недостаточности на содержание катехинов, лейкоантоцианов и флавонолов в гречихе. Показано, что борный дефицит приводит к увеличению содержания изучавшихся флавоноидных соединений в верхних листьях и цветках, которое, как доказывается в работе, не может быть привлечено для объяснения причин подавления роста при борном голодании.

Известно, что специфическим признаком борной недостаточности у растений является появление характерных морфологических изменений и отмирание точек роста. М. Я. Школьник (1970) обратил внимание на имеющиеся сведения, согласно которым морфологические изменения связаны с нарушением нормального хода митозов, сопровождающих заложение и развитие огранов. Он привлек имеющиеся данные о наличии при борной недостаточности нарушений в делении клеток и сведения о биохимических и структурных изменениях, встречающихся у морфологически измененных растений при нарушении митозов для выдвижения новой гипотезы физиологической роли бора.

Согласно этой гипотезе, появление морфологических изменений и нарушение нормального хода митозов при борной недостаточности может быть связано с тремя моментами:

1) наблюдающимися при борной недостаточности и под влиянием других факторов, вызывающих морфологическую изменчивость, значительным повышением активности рибонуклеазы, ведущим согласно имеющимся данным, к деградации ядрышка, ответственного за подготовку клетки к делению (Простакова, 1968), и нарушению специфики белковых синтезов (Шантрен, 1963); 2) подавлением синтеза ДНК (Рапота, 1970) и нарушениями в структуре хроматина, наблюдающимися при борной недостаточности и под влиянием вызывающих морфологическую изменчивость высоких концентраций ростовых веществ и гербицидов (Елсакова, 1962; Конарев, Елсакова, 1965; Ахметов, 1969; Милицкая, 1969); 3) изменением, как это было показано на морфологически измененных засолением почвы растениях, фракционного состава гистонов, нарушением связи ДНК—гистон, ведущим к утрате клеткой способности контролировать генетический аппарат.

Этих серьезных нарушений может быть достаточно, чтобы вызвать не только морфологические изменения, но и гибель растений — отмира-

ние точек роста у них. Однако во всех случаях, кроме случая с недостатком бора и избытком никеля, морфологические изменения не сопровождаются отмиранием точек роста.

Это дает основание предполагать, что отмирание точек роста при борном дефиците имеет еще какие-то другие причины, например накопление ингибиторов роста. Известно, что среди ингибиторов роста много соединений фенольной природы, главным образом флавоноидов. Не исключена возможность, что накопление ингибиторов фенольной природы может быть причастно наряду с другими нарушениями в биохимических процессах к первичным нарушениям, которые наблюдаются при борной недостаточности.

Обнаружено, что в тканях бордефицитных растений происходит накопление фенольных соединений — фенолкарбоновых кислот, кумаринов, флавоноидов (Reed, 1947; Perkins a. Aronoff, 1956; Нестюк, 1958; Watanabe и др., 1961; Watanabe и др., 1964; Dear a. Aronoff, 1965; Крупникова, Абышева, 1968; Абышева, Школьник, 1971).

Изучение влияния бора на фенольный обмен и, в частности, на содержание флавоноидных соединений представляется весьма интересным в связи со способностью бора вступать в комплексы с этими соединениями; подробные сведения по этому вопросу приводятся в обзорной статье Школьника и Маевской (1970). Следует указать, что комплексные соединения бора с некоторыми флавоноидами впервые получил Вильсон (Wilson, 1939). В обзорной работе Пэха (Paech, 1950), посвященной флавоноидам, указывается, что флавонолы взаимодействуют с борной кислотой в присутствии щавелевой и лимонной кислот. Наши сведения о комплексообразовании бора с катехинами значительно более ограничены. В работе Школьника (1950) мы встречаем указание, что еще в 1925 г. Майленгоф получил дипирокатехинборную кислоту действием борной кислоты на пирокатехин.

Влияние бора на содержание флавоноидов имеет особое значение в связи с их ролью в процессах репродукции растений, с которыми бор, как известно из ряда работ, очень связан (Schmucker, 1932; Школьник, 1935; Бобко, Церлинг, 1938; Модилевский, 1953; Школьник, Соловьева-Троицкая, 1962, и др.).

Представляют интерес работы Кюна с сотрудниками (Kuhn и др., 1942; Kuhn, 1943; Kuhn u. Löw, 1947), в которых отмечается способность бора давать комплексные соединения с фенолами для объяснения влияния бора на регуляцию пола у водоросли *Chlamydomonas*. Мевус (Moewus, 1950) показал, что угнетение самоопыления у *Forsythia intermedia* Zab. флавонольными гликозидами (рутином и кверцитрином), содержавшимися в пыльце, может быть снято с помощью бора.

Учитывая все сказанное, мы ставили в настоящем исследовании задачу изучить влияние борной недостаточности на содержание трех групп фенольных соединений: катехинов, лейкоантоцианов и флавонолов. В качестве объекта нами была взята гречиха. В исследованиях подобного рода гречиха является интересным объектом, так как, с одной стороны, она очень чувствительна к недостатку бора (в его отсутствие гибель растений наступает в конце 3-й недели развития), а с другой стороны, она богата соединениями полифенольного комплекса. На гречихе Я. С. Модилевским (1953) было установлено повышение частоты оплодотворения при иллегитимном опылении в случае опрыскивания растений борной кислотой; это весьма интересно, если учесть приведенные выше сведения о способности бора устранять нарушения в оплодотворении, связанные с ингибирующим действием некоторых флавоноидов.

Содержание указанных фенольных соединений мы изучали в листьях и в цветках в разные периоды развития растений: в начале бутонизации, в конце бутонизации—начале цветения, в фазе массового цветения и в период начала плодоношения.

Растения гречихи выращивались на питательном растворе Кнопа с добавлением микроэлементов и с достаточным содержанием бора, 0.5 мг/л (контрольные растения), или с пониженным его содержанием, 0.25 мг/л, и с последующим полным

исключением микроэлемента за 10—14 дней до момента фиксации (опытные растения).

Для устранения следов бора раствор Кнопа готовился из дважды перекристаллизованных солей на дистиллированной воде. Выращивание растений производилось в полиэтиленовых сосудах. При этом бордефицитные растения развивали все признаки борной недостаточности: стебель утолщался и становился ломким, верхние молодые листья и соцветия бурели, нижние листья становились темно-зелеными, кончики корней темнели.

Материал фиксировался горячим этиловым спиртом.

Хроматографическая проверка показала, что флавонолы гречихи, выращенной в искусственных условиях, представлены в основном одним гликозидом кверцетина — рутином, на долю самого кверцетина и других его гликозидных форм приходится минимальное количество, поэтому содержание флавонолов мы указываем в пересчете на рутин.

Для определения флавонолов использовался фотометрический метод И. К. Мурри (1959), основанный на образовании флавонолами желтой окраски с раствором хлористого алюминия. Катехины определялись совместно с лейкоантоцианами методом М. Н. Запрометова (1958), несколько модифицированным сотрудником лаборатории биохимии растений Всесоюзного института растениеводства Г. Б. Самородовой-Бианки, основанным на реакции лейкоантоцианов и катехинов с ванилином в присутствии соляной кислоты.

Опыты проводились в феврале—марте 1970 года в камерах с искусственным освещением от ламп дневного света ЛД-40.

Пользуемся случаем выразить глубокую благодарность Г. Б. Самородовой-Бианки за помощь в овладении методами исследования и за ценные указания при проведении работы.

В табл. 1 приводятся данные, касающиеся действия бора на содержание фенольных соединений в фазе начала бутонизации.

ТАБЛИЦА 1

Влияние борной недостаточности на содержание флавоноидов в листьях гречихи в фазе начала бутонизации (в мг% на сырое вещество)

Органы	Флавонолы				Катехины + лейкоантоцианы			
	—В		+В		—В		+В	
	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)
Листья семядольные	168.9	115	147.5	100	75.8	101	74.9	100
Листья настоящие	438.2	158	286.9	100	165.6	104	159.6	100

Примечание. Цифры во всех таблицах являются средними из трех повторностей.

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, содержание флавонолов и катехинов с лейкоантоцианами значительно выше у настоящих листьев, чем у семядольных. При недостатке бора содержание флавонолов было выше как в семядольных, так и в настоящих листьях, особенно у последних.

В табл. 2 приведены результаты опыта, в котором изучалось влияние борной недостаточности на содержание фенольных соединений в фазе конца бутонизации—начала цветения.

Более молодые листья, а особенно цветки отличаются высоким содержанием флавоноидов, как флавонолов, так и катехинов с лейкоантоцианами. При борном дефиците содержание флавонолов, катехинов и лейкоантоцианов в верхних листьях и цветках значительно выше, чем у нормальных растений. В семядольных и в старых нижних листьях различий в зависимости от снабжения растений бором не наблюдается.

В табл. 3 приводятся данные опыта по содержанию изучавшихся флавоноидов в зависимости от борного питания в фазе массового цветения. В этом опыте семядольные листья не анализировались, а настоящие листья подразделялись на верхние, средние и нижние.

Анализ данных табл. 3 показывает, что у растений в фазе массового цветения наблюдается особенно высокое содержание всех изучающихся флавоноидов в цветках и молодых листьях по сравнению со старыми нижними листьями. При борной недостаточности мы наблюдаем

ТАБЛИЦА 2

Влияние борной недостаточности на содержание флавоноидов у гречихи в фазе конца бутонизации—начала цветения (в мг% на сырое вещество)

Органы	Флавонолы				Катехины + лейкоантоцианы			
	—В		+В		—В		+В	
	(в мг %)	(в %)	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)
Листья семядольные	98.8	101	97.5	100	52.5	101	51.8	100
Листья нижние. .	113.1	96	118.1	100	50.4	100	50.4	100
Листья верхние	341.6	118	288.8	100	122.9	156	78.8	100
Цветки	869.9	128	680.8	100	499.7	109	457.9	100

ТАБЛИЦА 3

Влияние недостатка бора на содержание флавоноидов у гречихи в фазе массового цветения (в мг% на сырое вещество)

Органы	Флавонолы				Катехины + лейкоантоцианы			
	—В		+В		—В		+В	
	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)
Листья нижние .	59.6	104	57.1	100	17.0	95	18.0	100
Листья средние .	138.7	102	136.0	100	34.2	137	25.0	100
Листья верхние .	182.1	211	86.8	100	35.5	165	21.6	100
Цветки	1490.0	130	1146.3	100	698.3	122	574.1	100

повышение содержания флавонолов, катехинов и лейкоантоцианов в цветках и особенно в верхних листьях. В средних листьях бордефицитных растений значительно повышено содержание катехинов с лейкоантоцианами, в содержании же флавонолов различий не наблюдается. В нижних листьях, как и в предыдущем опыте, различное снабжение растений бором не оказывает влияния на количественное содержание флавонолов и катехинов с лейкоантоцианами. В табл. 4 приводятся данные, касающиеся содержания фенольных соединений в разных органах растений гречихи в фазе начала плодоношения.

ТАБЛИЦА 4

Влияние борной недостаточности на содержание флавоноидов у гречихи в фазе начала плодоношения (в мг% на сырое вещество)

Органы	Флавонолы				Катехины + лейкоантоцианы			
	—В		+В		—В		+В	
	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)	(в мг%)	(в %)
Листья нижние .	77.7	114	67.9	100	28.9	249	11.6	100
Листья средние .	131.9	107	123.0	100	20.9	179	11.7	100
Листья верхние .	198.9	235	84.8	100	38.1	222	14.2	100
Цветки	1421.3	107	1324.6	100	734.4	118	620.7	100

Как видно из приведенных в табл. 4 данных, повторяются факты высокого содержания изучающихся флавоноидных соединений в цветках и повышения их содержания в цветках и в верхних листьях при борном дефиците. В средних листьях при борном дефиците повышено содержание катехинов и лейкоантоцианов, содержание же флавонолов повышено незначительно. В отличие от более ранних фаз развития, в фазе начала плодоношения содержание всех изучающихся фенольных соединений повышено в нижних листьях. При сравнении данных табл. 3

и 4 с данными табл. 2 обращает на себя внимание резко увеличенное количество флавонолов в верхних листьях растений безборного варианта по отношению к верхним листьям нормальных растений, причем эта разница возникает за счет значительного уменьшения с возрастом количества флавонолов в верхних листьях получавших бор растений.

Суммируя результаты анализов, мы приходим к заключению, что содержание полифенолов у гречихи — катехинов, лейкоантоцианов и флавонолов — изменяется в очень широком диапазоне в зависимости от возраста растения, органа, от влияния минерального питания, в данном случае отсутствия микроэлемента бора в питательной среде.

Многолетние исследования динамики накопления флавонолов в онтогенезе показали, что, как правило, репродуктивные органы отличаются максимальным содержанием этих веществ, особенно в период бутонизации и начала цветения (Мурри, 1959; Ярош, 1964; Алюкина и др., 1970; Кукенов, 1970), такая же картина распределения флавонолов наблюдалась в наших опытах с гречихой.

Высокое содержание катехинов с лейкоантоцианами в репродуктивных органах по сравнению с листьями (выше в 20 раз и более) позволяет сказать, что флавоноидные соединения, относящиеся к этим двум группам, играют наряду с другими фенолами важную роль в обмене веществ, выполняя определенные биологические функции, в данном случае в процессах, связанных с репродукцией растений.

Все полученные данные согласованно указывают на увеличение содержания как флавонолов, так и катехинов с лейкоантоцианами при борной недостаточности в верхних листьях и цветках.

Вместе с тем это повышение не может играть никакой роли в подавлении роста при борном голодании. Это доказывается тем, что в цветках растений, получивших бор, во много раз больше флавоноидов, чем в верхних листьях бордефицитных растений, и это не мешает им оставаться здоровыми.

В литературе мы встречаемся с предположениями, что как при недостатке бора (Lee, Aronoff, 1967), так и под влиянием неблагоприятных условий, например при засолении почвы (Достанова, 1970), фенольные соединения находятся преимущественно в окисленной форме и при этом оказываются более токсичными для растений. В частности, предполагается, что при недостатке бора происходит накопление катехинов в виде окисленных до хинонов форм (Reed, 1947). Эти предположения требуют экспериментальной проверки.

Имеются также указания (Кукушкина и др., 1966; Parups, 1967; Маргна, Оттер, 1969), что между биосинтезом флавоноидов и биосинтезом белков существуют конкурентные отношения, связанные с борьбой за фенилаланин, который является общим предшественником для белков и фенолов. Это, возможно, и объясняет увеличение содержания флавоноидов в тканях растений безборного варианта, так как известно о снижении содержания белка в бордефицитных листьях льна (Школьник, 1939) и о нарушениях процессов рибосомального синтеза белка у растений при борном голодании (Борщенко, 1970 г.).

Выводы

1. Генеративные органы гречихи отличаются резко повышенным содержанием флавоноидов, по сравнению с листьями.
2. Борный дефицит приводит к увеличению содержания флавонолов, катехинов и лейкоантоцианов во всех органах гречихи.

ЛИТЕРАТУРА

Абышева Л. Н., М. Я. Школьник. (1971). Недостаток бора и содержание рутина и гликофлавонов в проростках гречихи при различной интенсивности освещения. Раст. ресурсы, 7, 2. — Алюкина Л. С., В. П. Байгозина, Ж. Рамазова. (1970). Флавоноиды ревеня Виттрока. В сб.: Биохимический обмен веществ и продуктивность растений. — Ахметов Р. Р. (1969). Влияние различных факто-

ров на тонкую структуру хроматина клеточного ядра растений. II Всес. биохим. съезд. Тезисы секционн. сообщ. — Бобко Е. В., В. В. Церлинг. (1938). Влияние бора на репродуктивное развитие растений. Бот. журн. СССР, 23, 1. — Достанова Р. Х. (1970). Влияние засоления среды на содержание флавоноидов у гороха. В сб.: Биохимический обмен веществ и продуктивность растений. — Елсакова Т. Н. (1962). О влиянии физиологически активных веществ на нуклеиновые кислоты растений. II. Научная конференция по нуклеиновым кислотам растений. — Запрометов М. Н. (1958). О дубильных веществах чайного растения. Усп. соврем. биологии, 45, 2. — Конарев В. Г., Т. Н. Елсакова. (1965). Влияние некоторых физиологически активных веществ на нуклеиновые кислоты и клеточные структуры растений. В сб.: Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен. — Крупникова Т. А., Л. Н. Абышева. (1968). Изменения в содержании флавоноидов у подсолнечника при борном голодании. Третья биохимическая конференция Белорусской, Латвийской, Литовской и Эстонской советских социалистических республик, Тезисы, 1. — Кукенов М. К. (1970). К вопросу о содержании флавоноидов в некоторых дикорастущих видах горцев и щавелей. В сб.: Биохимический обмен веществ и продуктивность растений. — Кукушкина В., А. Горбачева и Н. Эмануель. (1966). Торможение биосинтеза белка и нуклеиновых кислот фенольными соединениями в опытах in vivo. Вопросы медицинск. химии, 5. — Маргна Э., М. Оттер. (1969). Новые доказательства наличия конкуренции между биосинтезом белков и образованием флавоноидов в растениях. II Всесоюзн. биохим. съезд, секция 13-я. — Милицкая М. Ф. (1969). Влияние физиологически активных веществ на химический состав и структурное состояние хроматина клеточных ядер проростков гороха. Автореф. канд. диссерт. — Модилевский Я. С. (1953). Значение бора в процессах запилення, запліднення і плодоутворення гречки *Fagopyrum sagittatum* Gilib. як гетеростильні рослини. Бот. журн. АН УРСР, 10. — Мурри И. К. (1959). Определение содержания рутина в гречихе. В сб.: Витаминные ресурсы и их использование, 4. — Нестюк М. Н. (1958). Изучение количественных и качественных изменений флавоновых веществ в процессе онтогенетического развития некоторых высших растений. Автореф. канд. диссерт. — Простакова Т. М. (1968). Изучение действия рибонуклеазы на синтез РНК в гигантских хромосомах хирономуса. Цитология, 10, 2. — Рапота В. В. (1970). Метод радиоавтографии в изучении нуклеиновых кислот и белков в корнях гороха при недостатке бора. Физиол. и биохим. культ. раст., 2, 2. — Шантрен Ю. (1963). Биосинтез белка. — Школьник М. Я. (1935). О необходимости бора для растений. ДАН СССР, 2, 2. — Школьник М. Я. (1939). Роль и значение микроэлементов в жизни растений. — Школьник М. Я. (1950). Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. — Школьник М. Я. (1970). Критический анализ существующих гипотез физиологической роли бора и обоснование собственной гипотезы. В сб.: Биолог. роль микроэлементов и их применение в с. х. и медиц. Тез. докл. VI Всесоюзн. совещ., т. I. — Школьник М. Я., А. Н. Маевская. (1970). Микроэлементы и фенолы. В сб.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. — Школьник М. Я. и Ю. С. Смирнов. (1971). Влияние борной недостаточности на структурное состояние хроматина клеточных ядер проростков подсолнечника. Физиолог. и биохим. культурн. раст., 3, 5. — Школьник М. Я., Е. А. Соловьева-Троицкая. (1962). О физиологической роли бора, 3. К вопросу о причинах особой роли бора в формировании репродуктивных органов и плодоношении. Бот. журн., 47, 10. — Ярош Н. П. (1964). Биохимическая характеристика различных видов гречихи по количеству и качеству белков и флавоноидов. В кн.: Биохимия зерна и хлебопечения. — Dear I. a. S. Aronoff. (1965). Relative kinetics of chlorogenic and caffeic acids during the onset of boron deficiency in sunflower. Plant. Physiol., 40, 3. — Kuhn R. (1943). Über die biologische Bedeutung der Borsäure. Wien., Chem. Ztg., 46. — Kuhn R., I. Löw. (1947). Kristallisation des Cynodermons von *Chlamydomonas*. Naturwissensch., 34, 9. — Kuhn R., I. Löw, F. Moewus. (1942). Über die Wirkungsweise eines Geschlechtbestimmenden Stoffes (Börsäure). Naturwissensch., 30. — Lee S., S. Aronoff. (1967). Boron in plants: a biochemical role. Science, 158. — Moewus F. (1950). Zur Physiologie und Biochemie der Selbststerilität bei *Forsythia*. Biol. Zbl., 69, 181. — Paech K. (1950). Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzstoffe. — Parups E. V. (1967). Effect of various plant phenols on protein synthesis in excised plant tissues. Canad. Journ. Biochem., 45, 4. — Perkins H. a. S. Aronoff. (1956). Identification of the bluefluorescent compounds in boron-deficient plant. Arch. Biochem. a. Biophys., 64, 2. — Reed H. S. (1947). A physiological study of boron deficiency in plants. Hilgardia, 17, 11. — Schmucker T. (1932). Bor als physiologisch entscheidendes Element. Naturwissensch., 20. — Watanabe R., W. Chorney, J. Skok, S. Wender. (1964). Effect of boron deficience on polyphenol preduction in the sunflower. Phytochemistry, 3. — Watanabe R., McIlrath, J. Skok, W. Chorney, S. Wender. (1961). Accumulation of scopoletine glucoside in boron deficient tobacco leaves. Arch. Biochem. a. Biophys., 94, 2. — Wilson C. M. (1939). A study of the boric acid color reaction of flavone derivatives. Journ. Amer. Chem. Soc., 61, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 XII 1970).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 578.8 : 58

Н. С. Снигиревская

ПРИМЕНЕНИЕ СКАНИРУЮЩЕГО ЭЛЕКТРОННОГО МИКРОСКОПА В БОТАНИКЕ[1]

С 1 рисунком и 2 таблицами микрофотографий

N. S. SNIGIREVSKAYA. APPLICATION OF THE SCANNING ELECTRON MICROSCOPE IN BOTANY

В статье приводится краткое описание устройства сканирующего электронного микроскопа и показана перспективность его применения в различных отраслях ботаники в целях решения многих важных проблем морфологии и систематики. К статье прилагаются серия оригинальных микрофотографий, выполненных с помощью японской модели JSM-2, и список работ, посвященных описанию конструкции сканирующего электронного микроскопа разных типов, а также результатам исследования целого ряда ботанических объектов.

Проблема изучения микроскопических и ультрамикроскопических структур поверхности различных ботанических объектов всегда была одной из наиболее трудных в морфологии растений. Однако она фактически решается с введением в практику ботанических исследований сканирующего (растрового) электронного микроскопа (СЭМ),[1] применение которого открывает широчайшие перспективы в изучении поверхностных структур растений, как современных, так и известных в ископаемом состоянии.

Несмотря на постоянное совершенствование микроскопической техники, большие успехи в течение последних 30 лет были сделаны преимущественно в исследовании прозрачных объектов, в частности с помощью электронного микроскопа просвечивающего типа. Изучение непрозрачных объектов до недавнего времени оставалось задачей чрезвычайно сложной и, как правило, оно ограничивалось небольшими увеличениями и малой глубиной резкости световых микроскопов, трудоемкой методикой изготовления реплик при электронномикроскопическом исследовании.

Между тем такие признаки, как поверхностная скульптура оболочки пыльцы, спор, семян и плодов, эпидермальные структуры листьев и многие другие имеют важное таксономическое значение и постоянно являются объектом исследования систематиков. С другой стороны, изучение тонких морфологических структур чрезвычайно важно для понимания их функции и поэтому оно является необходимым этапом в физиологических работах.

Особое значение СЭМ представляет для изучения ископаемых растений, в частности дисперсных спор и пыльцы, имеющих, как известно, решающее значение для стратиграфического расчленения континентальных отложений. Использование этого микроскопа вскрывает новые дополнительные характеристики, которые имеют таксономическое значение и могут быть введены в диагнозы соответствующих родов.

Впервые принцип устройства сканирующего электронного микроскопа был предложен в 1935 г. (Knoll, 1935). Первый экспериментальный образец микроскопа этого типа был создан в 1938 г. (von Ardenne, 1938а, 1938б), затем над его усовершенствованием работали американские исследователи (Zworykin и др., 1942), а позднее сотрудники Кембриджского университета, где под руководством

[1] В немецкой, а также в русской физической литературе этот тип микроскопа называется «растровым» электронным микроскопом (РЭМ), однако мы предпочли термин «сканирующий» как наиболее широко принятый в международной биологической литературе.

проф. Отли первоначальная модель СЭМ была значительно усовершенствована (McMullan, 1953; Smith a. Oatley, 1955; Oatley, 1966). Широкое применение СЭМ в разных областях науки стало возможным лишь во второй половине 60-х годов после выпуска его промышленных моделей.

Первой коммерческой моделью был кембриджский «Stereoscan» с разрешением в 500 Å, затем были выпущены «Stereoscan Mk II» и «Stereoscan Mk IIa» с разрешением в 250—150 Å. Вскоре после них были сконструированы японские модели фирмы «JEOL» типа JSM-2, JSM-SI, JSM-U3, гарантированное разрешение последней 200 Å. Недавно в Москве другая японская фирма «Hitachi» демонстрировала две новые модели СЭМ — HSM-2, допускающую разрешение в 100 Å, и упрощенную модель SSM-2 («Scanscope») с разрешением до 200 Å. Известна французская модель СЭМ — MEB-07 фирмы «Cameca» с разрешением в 250 Å.

Имеется также советская модель растрового электронного микроскопа типа РЭМН, которая, однако, характеризуется меньшим разрешением и меньшим полезным увеличением по сравнению с кембриджскими и японскими моделями, но является весьма перспективной в изучении биологических объектов (Спивак и др., 1969; Ченцов, 1970). В приборе РЭМН используется низкое ускоряющее напряжение, что позволяет исследовать непроводящие (диэлектрические) образцы без покрытия их металлическими пленками.

В течение последних лет появилась целая серия публикаций, которые убедительно показали поистине феноменальные результаты, которые могут быть получены с помощью этого типа микроскопа в различных областях науки — в ботанике, палеоботанике, зоологии, палеонтологии, медицине, геологии, кристаллографии, химии, физике, металлографии и т. д.

Принципиальная схема устройства одинакова у всех существующих моделей СЭМ. Ниже приводится краткое описание конструкции английской модели «Стереоскан». Основные рабочие характеристики этого микроскопа и японских моделей очень близки.

СЭМ дает возможность непосредственно наблюдать и фотографировать объекты до 12 мм в диаметре и 3 мм толщиной (Report..., 1969). Возможно изучение и более крупных образцов. Диапазон увеличений СЭМ очень велик — полезное увеличение его от 20 до 40 000, т. е. оно охватывает увеличения светового и электронного (просвечивающего) микроскопов. Глубина резкости у СЭМ в 300—500 раз выше, чем у светового микроскопа при одинаковых увеличениях. Предельная разрешающая способность существующих промышленных моделей СЭМ — 200—250 Å, однако на лабораторных образцах уже достигнуто разрешение в 100, 50 и даже 5 Å (Crewe, Wall, 1970). Процедура подготовки объектов для изучения с помощью СЭМ необычайно проста и, как правило, не требует никакой предварительной обработки исследуемых объектов.

Все вышеизложенные особенности СЭМ позволяют применять его очень широко в целях изучения тончайших деталей микроскопических и ультрамикроскопических структур различных биологических, в том числе ботанических объектов, как современных, так и ископаемых, — одноклеточных водорослей, спор грибов; мегаспор, микроспор и пыльцы высших растений; отдельных тканей и клеток (трахеид, сосудов, механических волокон, паренхимных клеток и т. д.) на толстых срезах и разломах, а также в продуктах мацерации; эпидермальных структур, в частности волосков, железок, устьиц — не только у современных растений, но и на мумификациях («фитолеймах») и отпечатках листьев в тонких породах; современных и ископаемых древесин без изготовления тонких срезов; современных и ископаемых плодов и семян и т. д.

СЭМ состоит из колонны микроскопа, схемы питания, видеоконтрольного устройства и вакуумной системы. В колонне микроскопа смонтированы электронная пушка, три (у других моделей две) электромагнитные линзы, отклоняющая система и камера образцов, соединенная с вакуумной системой (см. рисунок).

Первичный поток электронов, получаемый в результате термоэлектронной эмиссии от накаленной вольфрамовой нити электронной пушки, проходит через линзы и отклоняющую систему, смонтированную внутри последней линзы. В результате образуется очень тонкий электронный зонд, диаметр которого может достигать 100 Å и менее. Электронный зонд разворачивается по поверхности образца, проходя его поверхность точка за точкой (Oatley, 1966). Электроны зонда выбивают с поверхности образца вторичные электроны с низкой (менее 50 в) энергией. Число этих электронов зависит от материала и рельефа поверхности объекта (Report..., 1969). Кроме того, часть электронов отражается, сохраняя энергию, близкую к энергии первичных электронов. Количество отраженных электронов зависит от угла падения пучка на поверхность объекта. Перемещение зонда по поверхности образца осуществляется с помощью отклоняющей системы, получающей питание от генератора развертки.

Помимо вторичных и отраженных электронов любые сигналы, возникающие в результате взаимодействия первичного электронного луча с поверхностью объекта (рентгеновское, световое или ИК-излучение) являются потенциальными источниками информации (Taylor, 1968) и могут быть использованы для получения изображения.

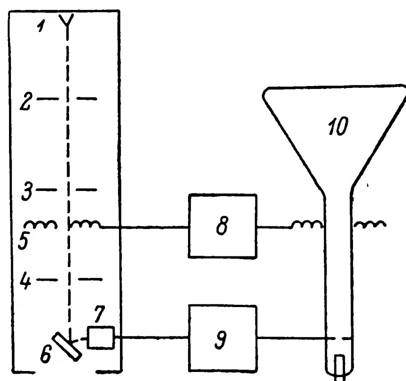
Сигнал, образованный в результате сбора соответствующим коллектором одного из этих излучений, усиливается и воспроизводится на экране кинескопа (электронно-лучевой трубки). Перемещение зонда по образцу и электронного луча в ки-

нескопе происходят синхронно и синфазно, поэтому каждой точке образца будет соответствовать точка на экране кинескопа. Размер изображения на экране кинескопа постоянен (около 100×100 мм), а размер сканируемой области на образце можно плавно регулировать в пределах от 5×5 мм до 2×2 мкм приблизительно, что соответствует изменению увеличения на экране от 20 до 50 000.

Изображение, полученное в режимах вторичных и отраженных электронов, весьма наглядно. Оно воспринимается глазом как обычное объемное изображение образца при боковом освещении. При этом направление наблюдения совпадает с направлением зонда, а источник освещения как бы расположен на месте коллектора.

Фотографирование изображения объекта производится непосредственно с экрана кинескопа. Увеличение высчитывается по величине отношения длины края изученного участка к длине экрана.

Исследуемый объект прикрепляется к объектодержателю, который закрепляется в камере образцов, смонтированной в нижней части колонны микроскопа. Предметный столик представляет собой стандартный диск, который может передвигаться вдоль трех взаимно перпендикулярных осей, вращаться под любым углом (до 90°) вокруг оси, перпендикулярной электронному лучу, а также вокруг своей оси. Благодаря большой подвижности предметного столика образцы могут быть различно ориентированы по отношению к потоку электронов. Хотя, как уже указывалось выше, он приспособлен для изучения объектов до 12 мм в диаметре и 3 мм в высоту, возможно исследование и более крупных объектов, так как рабочее расстояние «Стереоскана» (т. е. расстояние между объектом и последней линзой) не менее 5 мм. В сочетании с большими размерами камеры и подвижностью столика это создает чрезвычайно благоприятные условия для изучения крупных объектов.



Принципиальная схема устройства сканирующего электронного микроскопа типа «Стереоскан» (Oatley, 1966).

1 — электронная пушка, *2—4* — электромагнитные линзы, *5* — отклоняющая система, *6* — объектодержатель, *7* — коллектор электронов, *8* — генератор развертки, *9* — усилитель, *10* — кинескоп.

Процедура подготовки образцов растений для изучения и фотографирования с помощью СЭМ очень проста. Обычно исследуемые образцы приклеиваются к объектодержателю клеем, при этом ради предотвращения заряда на их поверхности рекомендуется применять серебряный клей. Некоторые исследователи (Ferguson a. Webb, 1970; Jermy a. Martin, 1970) для монтировки спор и пыльцы на объектодержателе применяют двустороннюю липкую ленту. Кайзер (Kaiser, 1968), однако, предложил более остроумный метод нанесения спор и пыльцы в капле воды на поверхность просветленной фиксажем фотопленки. При этом эмульсионный слой пленки под влиянием смачивания разбухает, отчего споры и пыльца оказываются прилипшими к ней и в таком виде могут храниться долгое время после окончания исследования в СЭМ. Для создания электропроводности диэлектрических образцов они покрываются в вакууме проводящей пленкой, например, из золота или его сплавов, палладия, алюминия, углерода и т. д. Пленка должна быть достаточно толстой, чтобы предотвратить возникновение заряда, но и достаточно тонкой, чтобы не маскировать тончайшие детали строения поверхности. Для ископаемых объектов и для многих живых растений (за исключением тех, которые нуждаются в дегидратации) никакой предварительной обработки образцов перед напылением не требуется. Недавно было показано, что для некоторых объектов, в частности листьев мезофильных растений со слабо кутинизированной поверхностью, напыление не является необходимым (Heslop-Harrison, 1970).

Структура таких сфероидальных объектов, как споры и пыльца высших растений, споры грибов, одноклеточные водоросли и т. д., обычно исследуется с помощью светового или реже электронного микроскопа просвечивающего типа. При этом микроскопические и ультрамикроскопические детали их поверхности, как правило, не удается наблюдать во всей полноте и взаимосвязи. Вследствие чрезвычайно небольшой глубины резкости и низкой разрешающей способности, свойственных оптическим системам световых микроскопов, описания поверхностной структуры обычно сопровождаются фотоизображением лишь небольших участков оболочки, которые на снимках оказываются резкими, в то время как детали окружающей скульптуры остаются размытыми. Нередко в проходящем свете поверхностные скульптурные элементы кажутся деталями текстуры.

Применение электронного микроскопа просвечивающего типа возможно лишь для изучения ультратонких срезов и реплик. Однако маскировка многих важных деталей строения поверхности при изготовлении реплик — деформация вертикальных структур, нивелировка поверхности, несущей глубокие поры, трещины и т. д. (Resch u. Blaschke, 1968), а также механическое повреждение поверхности (Frank

u. Pohl, 1965) не позволяют применять их достаточно широко. Методические трудности, неизбежные при светооптических исследованиях и просвечивающем электронном микроскопе, исключаются в работе с СЭМ. Узкие пучки электронов в состоянии проникать в глубокие апертуры на поверхности объектов, в поры в оболочках спор и пыльцы, проводящих элементов ксилемы и т. д., возбуждая вторичные электроны от внутренней стенки этих апертур (Oatley, 1966). В связи с этим следует упомянуть об исследовании паренхимных клеток луча в древесине *Pinus griffithii* McClell., которое демонстрирует чрезвычайно большую глубину резкости этого микроскопа (Resch u. Blaschke, 1968); в связи с отсутствием в препарате замыкающей пленки на оконцевой поре клетки луча, пучок электронов проник в полость клетки, давая четкое изображение поры на противоположной стороне.

Для изучения анатомии древесин, как ныне живущих, так и известных в ископаемом состоянии, СЭМ представляет особый интерес, так как чрезвычайно упрощает методику изготовления препаратов, требуя затраты минимального времени. Как было показано (Resch u. Blaschke, 1968; Richter и др., 1968; Alvin a. Muir, 1969; Scurfield a. Silva, 1969, 1970), с помощью этого типа микроскопа необходимость тонких анатомических срезов во многих случаях вообще отпадает и строение древесины, а также тонкие и ультратонкие детали структуры отдельных элементов могут быть изучены на достаточно толстых и крупных по величине кусочках древесины, должным образом ориентированных в отношении падающего на них пучка электронов.

Нами предварительно были изучены некоторые современные и ископаемые древесины. СЭМ оказался чрезвычайно перспективным для исследования лигнитизированных древесин, которые, как известно, широко распространены в мезозойских и третичных отложениях СССР. Так, на поверхности разлома лигнитизированной древесины цветкового растения из миоценовых отложений Зап. Сибири удалось наблюдать сосуд с простой перфорацией и длинным клювиком(табл. I, *1*). На другой фотографии (табл. II, *1*) можно видеть округлую окаймленную пору на стенке точечной трахеиды в древесине *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng.

Не менее интересные результаты могут быть получены с помощью СЭМ при изучении устьичного аппарата и различных структурных образований (волосков, железок, различного рода выделений и т. д.) на поверхности листьев как современных растений, так и известных в ископаемом состоянии. При этом необходимость в изготовлении прозрачных препаратов и срезов остается — электронномикроскопические и светооптические исследования должны проводиться одновременно.

Исследование листьев современных растений с помощью СЭМ обнаружило наличие очень сложной поверхностной структуры кутикулы, которая образует независимый от эпидермы рисунок (Lange, 1969). Как наружная, так и внутренняя стороны кутикулы могут нести рельеф в виде системы складок, бугорков, ямок и т. д., которые распознаются при небольших (200—600) увеличениях и представляют, по терминологии Ланге, поверхностный рельеф первого порядка. При бо́льших увеличениях (600—1000) обнаруживается микрорельеф или рельеф второго порядка, который имеет вид мелких бугорков, бородавок, складок и т. д. Ланге делает совершенно верный вывод о том, что многие поверхностные скульптуры кутикул в световом микроскопе имеют вид полос, природу которых с помощью светооптических исследований интерпретировать очень трудно, а иногда даже невозможно. В связи с этим различного рода артефакты, например случайные нередко возникающие в процессе изготовления препарата складки на поверхности листовой кутикулы, могут ошибочно интерпретироваться как особые морфологические структуры, имеющие таксономическую ценность. Очевидно, только СЭМ позволит по-настоящему разобраться в строении и происхождении структур, выраженных на поверхности листовой пластинки.

В настоящее время эпидермально-кутикулярный анализ занимает большое место в изучении листьев, известных в ископаемом состоянии в виде фитолейм. Нередко принадлежность морфологически сходных листьев палео- и мезозойских растений к тому или иному надродовому таксону определяется на основании строения эпидермы — типа устьица, а также числа и характера побочных клеток. Область этих исследований обособилась в пределах палеоботаники в самостоятельную отрасль — палеостоматографию (термин А. Л. Тахтаджяна). Весьма убедителен вывод Ланге о том, что назрела необходимость ревизовать с применением СЭМ все полученные до сих пор данные о строении кутикул основных групп ископаемых растений и в дальнейшем считать необходимым одновременное исследование их с помощью как светового, так и электронного микроскопа этого типа.

Нами были предварительно изучены сильно углефицированные остатки проблематичного девонского растения *Orestovia devonica* Ergolsk., представленные в виде мумификаций (Ергольская, 1936). Подробному описанию полученных данных будет посвящена особая статья, здесь же следует лишь коротко сказать о некоторых наблюдениях, которые, как нам кажется, окончательно решают вопрос о систематическом положении этого загадочного растения. Как известно, большинство советских палеоботаников (см., например, Ергольская, 1936; Основы палеонтологии, 1963) считают это растение высшим, сближая его с риниофитами («псилофитами»). Однако, как предполагают Крейзель и Венкатачала (Kräusel u. Venkatachala, 1966), *Orestovia*, рассматриваемая ими в новом объеме, и *Aculeophyton* (*Orestovia* p. p) могут быть отнесены к сем. *Spongiophytaceae*, которое они относят к водорослям. При этом в приведенных ими описаниях некоторые так

называемые макроорганы («die Großorganen», Kräusel u. Venkatachala, 1966), по их мнению, по структуре напоминают гигантский устьичный аппарат. Ергольская в весьма утвердительной форме писала о том, что эти образования являются устьицами, и на этом основании она и последующие русские авторы относили ее к высшим растениям.

Тщательный поиск устьиц на поверхности остатков *Orestovia devonica* убедил нас в их полном отсутствии. Очевидно, они не могут быть отнесены к высшим наземным растениям. Между тем на поверхности слоевищ *O. devonica* были обнаружены очень своеобразные сетчатые структуры, которые встречаются довольно редко, но представляют несомненный интерес. Есть все основания предполагать, что они не являются артефактом и заслуживают детального исследования. Достигая 70—80 мк в диаметре, они при малых увеличениях также напоминают устьица (табл. I, *2*, *слева наверху*). Исследование при больших увеличениях показало, что они представляют собой комплексы клеткоподобных ячеек («die Maschen», Kräusel u. Venkatachala, 1966), расположенных вокруг наиболее крупной центральной ячейки в два ряда и, по-видимому, соответствуют микроорганам по терминологии Крейзеля и Венкатачала («die Kleinorganen»). Наружная мембрана каждой из ячеек имеет ситовидную структуру (табл. I, *2а*, *2б*). Никаких оснований для сопоставления этих образований с устьицами высших растений таким образом нет. Однако природа их остается пока неясной. Для окончательного решения этого вопроса необходимы дальнейшие электронномикроскопические исследования.

Как показали работы Тейлора (Taylor, 1968; Taylor a. Milley, 1969), с помощью СЭМ можно наблюдать устьица на поверхности листовых отпечатков в тонких породах без их предварительной обработки. Это открывает широкие перспективы в исследовании устьичного аппарата тех ископаемых растений (в частности листьев покрытосеменных), систематическая принадлежность которых к тому или иному роду является сомнительной.

Нельзя не сказать о той важной работе, которая была выполнена с применением СЭМ по анализу результатов, получаемых при исследовании эпидермальных структур современных растений с помощью реплик (Idle, 1969). Как известно, в последние годы методика изготовления реплик как в работе с современными объектами, так и при исследовании листьев, сохранившихся в ископаемом состоянии, применяется очень широко. Как следует из новейших работ (Idle, 1969), эта методика непригодна для изучения формы и размеров устьичной щели. Были изучены как сами устьица листьев рода *Rosa*, так и реплики, сделанные с них. Оказалось, что если замыкающие клетки несут на поверхности выросты, образующие передний дворик, то полученная с них пленка показывает ложную щель, которая соответствует входу в передний дворик, а не саму устьичную щель. Картина меняется в зависимости от степени открытия этого входа и устьичной щели. Сделан важный вывод о том, что на основании изучения реплик нельзя судить ни о форме, ни о размерах замыкающих клеток, если они погружены в ткань эпидермы.

Совершенно очевидно, что следует с большой осторожностью относиться к наблюдаемой на репликах структуре (за исключением тех случаев, когда реплика несет на ее поверхности прилипшие к ней клетки), которая в результате наложения на нее сложной системы поверхностной орнаментации, образуемой эпидермальными клетками и кутикулой, при исследовании реплик в световом микроскопе, маскирует форму и размеры замыкающих клеток, давая искаженную картину, которая в конечном счете и является объектом изучения. Безусловно, это не означает, что при изучении устьиц современных и ископаемых растений от методики реплик следует отказаться, но интерпретация полученных данных должна быть крайне осторожной и сопровождаться контролем, где это возможно.

Не менее перспективными оказались исследования семян и плодов как ископаемых (Taylor, 1968), так и ныне живущих растений (Heywood, 1968). Как показал Хейвуд, многие микроскопические признаки строения поверхности семян, например восковые выделения, характер распределения и строения волосков и т. д., которые не принимались во внимание и относились к числу неважных для таксономии, оказались весьма ценными для определения, в частности, границ родов и распознавания отдельных видов зонтичных трибы *Caucalideae*.

Наиболее многочисленны работы по исследованию с помощью СЭМ спор и пыльцы высших растений. Как правило, споры и пыльца характеризуются сложной поверхностной скульптурой, которая не может быть изучена достаточно полно ни в световом, ни в просвечивающем электронном микроскопе. Хотя для их изучения в СЭМ также требуется напыление электропроводной пленки, она оказывается настолько тонкой, что маскируемые ею детали находятся за пределами разрешения этого микроскопа (Thornhill и др., 1965).

В процессе исследования спор и пыльцы был установлен факт изменения их формы в условиях вакуума, причем это в равной степени касается как современных, так и ископаемых объектов (Thornhill и др., 1965; Riegel, 1968). Так, при изучении девонских спор Рейнской области наблюдалось сокращение величины спор на 1/10 их диаметра (Riegel, 1968).

Изучение с помощью JSM-2 мегаспор *Salvinia natans* (L.) All. из микулинских межледниковых отложений Смоленской области обнаружило очень интересную структуру мегаспоровой оболочки, состоящей из двух слоев — внутреннего довольно тонкого и гомогенного слоя экзины, мелкозернистой со стороны, обращенной в полость мегаспоры, и наружного губчатого слоя перины, мощность которого

с проксимальной стороны, особенно в области тетрадного рубца, вдвое больше, чем с дистальной стороны. Не исключена возможность, что анатомическое строение оболочки мегаспор *Salvinia* окажется полезным, наряду с признаками внешней морфологии, для распознавания отдельных видов этого рода, широкоизвестных в ископаемом состоянии на территории нашей страны.

В настоящее время изучена пыльца многих современных растений, например родов *Narcissus*, *Pelargonium*, *Eranthemum* (Thornhill и др., 1965), *Helleborus*, *Ipomea*, *Ambrosia*, *Artemisia* и др. (Echlin, 1968, 1969), *Aconitum*, *Berberis*, *Clematis*, *Nuphar*, *Drimys*, *Stellaria*, *Melandrium*, *Echinodorus* (Roland, 1968, 1969), *Zea*, *Iva* (Ridgway a. Skvarla, 1969), *Macrocarpaea* (Robyns a. Nilsson, 1970), пыльца пальм (Parthasarathy, 1970), споры *Dryopteris* (Grabbe и др., 1970) и других.

В нашей стране с помощью японской модели JSM-2 было проведено исследование пыльцы *Acantholimon bracteatum* (Girard) Boiss., *Plumbago capensis* Thunb., а также *Pisum sativum* L., *Trifolium hybridum* L., *Pinus silvestris* L. и др. (Сурова, 1969; Сурова и Гапочка, 1970).

Нами была изучена пыльца *Nelumbo nucifera* Gaertn. Оказалось, что характер поверхностной структуры пыльцевого зерна совсем не соответствует тем представлениям, которые были получены на основании светооптических исследований (Снигиревская, 1955, 1964; Мейер, 1964). Во-первых, поверхностная скульптура вовсе не является бугорчатой, как это было принято считать, а представлена системой сложных извилин, напоминающих извилины головного мозга (табл. II, *2*, *3*). Что касается борозд, то структура их поверхности не идентична поверхности пыльцевого зерна, как это предполагалось раньше. Она представлена мелкими неодинаковыми по величине и форме тесно расположенными бугорками (табл. II, *3а*). Есть основание думать, что изучение пыльцы лотоса с помощью СЭМ окончательно решит вопрос о видовом составе этого рода.

Не менее интересным оказалось исследование под СЭМ пыльцы *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach (табл. II, *4*, *5*). Поверхность щита пыльцевого зерна этого вида в световом микроскопе кажется бесструктурной. Однако, как видно на прилагаемых фотографиях (табл. II, *5а*, *5б*), она мелкобугорчатая, причем иногда отдельные мелкие бугорки сливаются по-нескольку, образуя более крупные сложные бугорки с глубокими понижениями между ними (табл. II, *5б*). Сетчатая структура воздушных мешков, будучи внутренней, на поверхности выражена очень слабо.

Ценность новой методики не только в изучении поверхностной орнаментации, ее рисунка, специфического у каждого вида, но также в выявлении новых неизвестных ранее структур и в расшифровке картины, получаемой при светооптических исследованиях.

Так, трехлучевой рубец спор папоротника *Botryopteris* из каменноугольных отложений Северной Америки оказался значительно приподнятым над поверхностью оболочки споры, а его лучи имеют вид хорошо выраженных и достаточно толстых ребер (Taylor a. Eggert, 1969а, 1969б). Изображение этих спор сопоставляется Тейлором и Эггертом с изображением, полученным при светооптических исследованиях. Оказалось, что наблюдаемая картина может интерпретироваться буквально противоположным образом. Это со всей очевидностью говорит о необходимости аналогичных исследований спор других групп современных и вымерших папоротников, а также пересмотра прежних представлений о механизме разверзания трехлучевого рубца в процессе прорастания спор.

Интересные наблюдения были сделаны над морфологией пыльцы рода *Helleborus* в процессе онтогенеза (Echlin, 1968). Оказалось, что поверхностная скульптура зрелого пыльцевого зерна зависит от его положения в тетраде; так, одна из борозд на поверхности пыльцевых зерен этого рода находится как раз в месте их контакта с другими зернами в тетраде.

Особенно важным представляется применение СЭМ для изучения мелких спор и пыльцы (например, сем. *Myrtaceae*), так как они обычно плохо различимы по строению оболочки; в первую очередь это касается изучения дисперсных ископаемых спор и пыльцы — нередко споры заведомо разных родов растений относят к одному формальному роду из-за недостаточного знакомства со строением их поверхностной структуры.

Очень многообещающим представляется исследование сильно углефицированных спор и пыльцы, известных в ископаемом состоянии. Так, например, в девонских отложениях Рейнской области огромный материал фактически выпадал из поля зрения исследователей в силу его значительной углефикации, поскольку не мог быть изучен в проходящем свете. Как показали недавние исследования (Riegel, 1968), углефицированные споры и пыльцевые зерна оказываются вполне пригодными для изучения в СЭМ.

До недавнего времени считалось, что, несмотря на ряд несомненных достоинств, СЭМ не может быть применен для изучения таких признаков строения спор и пыльцы, как толщина и внутренняя структура экзины, наличие или отсутствие центрального тела и т. д. Однако, как показали наши собственные наблюдения над мегаспорами сальвинии, а также некоторыми спорами и пыльцой ископаемых растений, а кроме того недавние исследования в Англии, изучение всех этих признаков вполне возможно на разломах и достаточно толстых анатомических срезах, толщиной в 2—5 мк (Echlin, 1969). Правда, одновременное применение светового и электронного микроскопов — просвечивающего и сканирующего — это

единственно правильный путь к расшифровке микроскопического и ультрамикроскопического строения спор и пыльцы, а также гарантия того, что предметом исследования не является артефакт.

До недавнего времени необходимым условием для изучения свежих растительных тканей в условиях вакуума считалось их обезвоживание посредством высушивания или замораживания (Amelunxen и др., 1967; Echlin, 1967). Некоторыми исследователями было показано, что многие объекты, например пыльца и споры, почти лишенные свободной воды, могут быть изучены с помощью СЭМ без предварительной обработки (Thornhill и др., 1965).

Особый интерес представляют наблюдения, в которых было доказано, что некоторые другие объекты, например свежие листья, клубни и стебли также могут быть изучены в СЭМ без предварительного обезвоживания (Richter и др., 1968). Было установлено, что первые признаки нарушения структуры тканей в условиях вакуума наблюдаются лишь спустя 30—35 мин. Авторы этих наблюдений изучили анатомическое строение свежей веточки ивы (*Salix caprea L.*), верхнюю поверхность молодого свежего листа герани (*Pelargonium zonale* L'Hérit.) и кусок клубня картофеля (*Solanum tuberosum* L.) — все они в течение получасового наблюдения под микроскопом в условиях вакуума не обнаруживали никаких признаков повреждения структуры. При этом удалось наблюдать тончайшие детали строения паренхимы и сосудов в древесине ивы, структуру эпидермы и устьиц, а также волоски на верхней поверхности листа герани, причем было показано многократное ветвление волосков и грушевидная форма их конечной клетки. На срезе через паренхимные клетки клубня картофеля хорошо просматриваются отдельные крахмальные зерна, покрытые тонким слоем цитоплазмы. Как полагают исследователи, сохранение прижизненной клеточной структуры тканей в условиях вакуума в течение получаса объясняется длительным сохранением в них прочносвязанной воды, которая в процессе диффузии постепенно локализуется у верхней поверхности клеток и их органоидов.

Еще более важными оказались недавние наблюдения над свежими листьями некоторых мезофильных растений, которые, как выяснилось, могут быть изучены с помощью СЭМ без предварительного напыления (Heslop-Harrison, 1970), но при условии незначительной кутинизации их поверхности и наличия пленки жидкости (a film of moisture), особенно с высоким содержанием солей. Свежие листья *Pinguicula grandiflora* Lam. были изучены с помощью Стереоскана MkIIa при напряжении в 5 кв. без напыления. В течение 4—5 мин. пребывания небольших кусочков свежего листа в камере образцов микроскопа были сделаны фотографии, которые показали, что никаких видимых изменений под влиянием вакуума в клеточной структуре растения не произошло. Затем наступило резкое обезвоживание и деформация поверхностных структур, хотя, по мнению автора этих наблюдений, исследование объекта еще может продолжаться в течение 15 мин. с получением полезной информации о его структуре.

Далеко не исчерпывающий перечень имеющихся на сегодняшний день результатов исследований с помощью сканирующего электронного микроскопа со всей убедительностью говорит о перспективности нового метода. Как известно, полнота наших знаний о микроскопическом строении объекта зависит от степени проникновения в детали его внешней и внутренней организации, что в свою очередь непосредственно связано с совершенством используемых оптических систем. Микрофотография, полученная с помощью СЭМ, — это не только и не столько иллюстрация к описанию, сколько самостоятельный объект, заслуживающий тщательного и всестороннего изучения.

Применение СЭМ связано с большой экономией во времени. Так, на получение четкого объемного фотографического изображения объекта требуется во много раз меньше времени, чем при светооптических или электронномикроскопических исследованиях с помощью просвечивающего электронного микроскопа. Это в значительной мере определяется простой методикой подготовки образцов к процедуре их непосредственного наблюдения под микроскопом, в большинстве случаев не требующей ни изготовления ультратонких срезов, ни окрашивания, ни специальных проводок. Она, как правило, ограничивается лишь предварительным покрытием диэлектрических образцов тонкой электропроводной пленкой, которая не нарушает картины микроскопического и ультрамикроскопического строения.

Однако для того чтобы быть уверенным, что наблюдаемые структуры являются прижизненными или принадлежащими растениям в результате преобразования их тканей в процессе фоссилизации, необходимо проводить многократные наблюдения, обрабатывая объекты различными методами и проверяя результаты исследования посредством их повторного изучения с помощью светового и электронного просвечивающего микроскопов.

Важным достоинством СЭМ является необычайно широкий интервал увеличения, а также и то, что он приспособлен для изучения крупных объектов. Это дает возможность с помощью одного инструмента изучить и получить весь набор необходимых изображений объекта, от общего его вида до тончайших деталей ультраструктуры.

Стереоскопический эффект в изображении, достигаемый с помощью этого типа микроскопов, позволит совершенно по-новому интерпретировать многие мик-

роскопические и ультрамикроскопические объекты и структуры. Это не только прояснит картину общей организации объекта, но явится важным этапом в расшифровке функционального назначения отдельных структур.

Задача ближайшего будущего — широкое внедрение сканирующего электронного микроскопа в практику микроскопических исследований, что в значительной мере определит дальнейшие успехи в различных областях ботаники.

Мысль о написании настоящей статьи была подсказана мне А. Л. Тахтаджяном, которого я благодарю за постоянное содействие в моей работе. Приношу благодарность Г. Г. Ильинской (Кафедра грунтоведения и инженерной геологии МГУ), по любезному разрешению которой были сделаны снимки Орестовии. Большую помощь в изучении целого ряда объектов оказали мне Н. А. Киселев и Е. И. Гиваргизов (Институт кристаллографии АН СССР), которых автор также благодарит. Основная часть негативов выполнена В. Г. Галстяном и Е. М. Федюковым. За ценные замечания по тексту статьи автор глубоко благодарна Ю. В. Ченцову (Государственный оптический институт), Я. Ю. Комиссарчику (Институт цитологии АН СССР) и С. Г. Жилину (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР).

ЛИТЕРАТУРА

Ергольская З. В. (1936). Петрографическое изучение барзасских углей. Кузбасс. Тр. ЦНИГРИ, 70. — Кельман В. М. (1968). Электронная оптика. Изд. 2-е, дополненное. — Кларк Дж., А. Солсбери, Г. Роулэнд. (1969). Сканирующий электронный микроскоп. Успехи физ. наук, 99, 4. — Мейер Н. Р. (1964). Палинологические исследования семейства нимфейных. Бот. журн., 49, 10. — Основы палеонтологии. (1963). Водоросли—папоротники. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. — Снигиревская Н. С. (1955). К морфологии пыльцы *Nymphaeales*. Бот. журн., 40, 1. — Снигиревская Н. С. (1964). Материалы к морфологии и систематике рода *Nelumbo* Adans. В сб.: Флора и систематика, 13. — Спивак Г. В., Г. В. Сапарин, М. В. Быков. (1969). Растровая электронная микроскопия. Успехи физ. наук, 99, 4. — Сурова Т. Г. (1969). Электронно-микроскопическое исследование спородермы *Plumbago capensis* Thunb. и *Acantholimon bracteatum* (Girard) Boiss. Вестн. МГУ, 2. — Сурова Т. Г. и Г. П. Гапочка. (1970). Электронная микроскопия в палиноморфологии. Вестн. МГУ, 4. — Ченцов Ю. В. (1970). Разработка и исследование низковольтного растрового микроскопа с объективом высокого возбуждения. Автореф. канд. диссерт. — Alvin K. L. a. M. D. Muir. (1969). Scanning electron microscopy — a new method of studying lignite. Rev. Palaeobot. Palynol., 9. — Ardenne M. von. (1938a). Das Elektronen-Rastermikroskop. Theoretische Grundlagen. Zeitschrift Phys., 109, 9. — Ardenne M. von. (1938b). Das Elektronen-Rastermikroskop. Praktische Ausführung. Zeitschr. Phys., 109, 11. — Boulter M. C. (1970). Lignified guard cells thickenings in the leaves of some modern and fossil species of *Taxodiaceae* (*Gymnospermae*). Biol. Journ. Linn. Soc., 2, 1. — Cosslett V. E. (1967). The future of the electron microscope. Journ. Roy. Micr. Soc., 87 (1). — Cosslett V. E. a. W. C. Nixon. (1951). X-ray shadow microscope. Nature, 168, 4262. — Crabbe J. A., A. C. Jermy a. S. Walker. (1970). The distribution of *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain. Watsonia, 8. — Crewe A. V., Y. Wall. (1970). Contrast in a high resolution scanning transmission electron microscope. Optic, 30 (5). — Echlin P. (1967). The use of the scanning-reflection-electron microscope in the study of plant material. 5-th Meeting of the Electron-Microscopy Section of the Royal Micr. Soc., Nottingham. — Echlin P. (1968). Pollen. Sci. Amer., 4. — Echlin P. (1969). Scanning electron microscopy of pollen grains. Rev. Allergy, 23. — Echlin P. a. B. Chapman. (1968). Scanning reflection electron microscopy of plant surfaces. IV European regional Conference, Rome, 2. — Edwards D. (1970). Further observations on the Lower Devonian plant *Gosslingia breconensis* Heard. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 258, B, 821. — Ehrlich A. (1969). Etablissement de la structure complexe d'une Diatomée fossile par l'analyse comparée des valves en microscopie photonique, électronique par transmission et électronique par balayage. C. R. Acad. Sci. Paris, 268. — Everhart T. E., O. C. Wells a. C. W. J. Oatley. (1959). Factors affecting contrast and resolution in the scanning electron microscope. Electronics, 2. — Ferguson I. K. a. D. A. Webb. (1970). Pollen morphology in the genus *Saxifraga* and its taxonomic significance. Bot. Journ. Linn. Soc., 63. — Girard M. et J. Renault-Miscovsky. (1970). L'histoire du quaternaire restituée par le pollen fossiles. Sci. Progr. découverte, 3418. — Greenhalgh G. N. (1967). A note on the conidial scar in the *Xylariaceae*. New Phytologist, 66. — Grimstone A. V. (1968). The electron microscope in biology. Studies in biol., 9. — Hawksworth D. L. (1969). The scanning electron microscope. An aid to the study of cortical hyphal orientation in the lichen genera *Alectoria* and *Cornicularia*. Journ. Micr., Paris, 8 (6). — Hay W. W. a. P. A. Sandberg. (1967). The scanning electron microscope, a major break-through for micropalaeontology. Micropalaeontology, 13. — Heslop-Harrison Y. (1970). Scanning electron microscopy of fresh leaves of *Pinguicula*. Science, 167. — Heywood V. H. (1968). Scanning electron microscopy and microcharacters in the fruits of the *Umbelliferae—Caucalideae*. Proc. Linn. Soc. London, 179 (2). — Idle D. B. (1969). Scanning electron microscopy

of leaf surface replicas and the measurement of stomatal aperture. Ann. Bot., 33. — Jermy A. C. a. B. S. Martin. (1970). Appendix: A note on the preparation of material for the scanning electron microscope. Watsonia, 8. — Jones D. (1968). Examination of mycological specimens in the scanning electron microscope. Trans. British Mycol. Soc., 50 (4). — Kaiser H. (1968). Die photographische Darstellung eines durchsichtigen Microobjectes sowohl im Durchlicht als auch im Raster-Electronenmikroskop am Beispiel von fossilen Spores. Palaeontographica, 123 (B). — Kimoto S. a. S. Honjo. (1968). Scanning electron microscopy as a tool in geology and biology. Journ. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV, Geol. a. Miner., 14, 1. — Knoll M. (1935). Aufladepotential und Sekundäremission elektronenbestrahlter Körper. Zeitschr. Techn. Physik, 11. — Kräusel R. u. B. S. Venkatachala. (1966). Devonische Spongiophytaceen aus Ost- und West-Asien. Senck. leth., 47, 3. — Lange R. T. (1969). Concerning the morphology of isolated plant cuticles. New Phytol., 68. — Lewis W. H. (1969). What does the new electron microscope reveal to garden researches? Miss. Bot. Gard., 57, 5. — Martin P. S. (1968). Pollen as seen by scanning microscopy. (Abstr.). Ariz. Acad. Sci., Journ., 5, Proc. Suppl. — Martin P. S. (1969). Pollen analysis and scanning electron microscope. Proc. II. Annual Scanning Electron Microscopy Symposium IIT Res. Inst. Chicago, Illinois, 60616. — Martin P. S. a. Ch. N. Drew. (1969). Scanning electron photomicrographs of Southwestern pollen grains Journ. Arizona Ac. Sci., 5 (3). — McMullan D. (1953). An improved scanning electron microscope for opaque specimens. Proc. Inst. Electronical Eng., 100, II (75). — Miller U. (1969). Fossil Diatoms under the scanning electron microscope. Sveriges Geol. Undersökning, Ser. C, 642 (63) 5. — Moore D. M. (1969). *Saxifragodes*, a new genus of *Saxifragaceae* from Tierra del Fuego. Bot. Notiser, 122. — Muir M. D. a. D. N. Rampley. (1969). The effect of the electron beam on various mounting and coating media in scanning electron microscopy. Journ. Micr., 90 (2). — Normand-Roussy F. (1969). Le microscope électronique a balayage a fait ses preuves. Atomes, 261. — Oatley C. W. (1966). The scanning electron microscope. Sci. Progr., Oxf., 54. — Oatley C. W., W. C. Nixon a. R. F. W. Pease. (1965). Scanning electron microscopy. Adv. Electr. a. Electr. Phys., 21. — Parthasarathy M. V. (1970). Fine structure of pollen surface in Palms. Princip. Journ. Palm Soc., 14, 2. — Pessagno E. A., Jr. a. W. R. Brown. (1969). The scanning electron microscope — a technological advance affecting palaeontology. Geol. Soc. Amer., Spec. Pap., 121. — Peveling E. u. J. Vahl. (1968). Die Anwendung der Gefrierätztechnik für Untersuchungen mit dem Oberflächen-Raster-Electronenmikroskop «Stereoscan». Mikroskopie, 69 (1). — Pfefferkorn G. u. R. Blaschke. (1967). Raster-Elektronenmikroskop für Oberflächenuntersuchungen. Umschau, 67. — Pilcher J. R. (1968). Some application of scanning electron microscopy to the study of modern and fossil pollen. Ulster Journ. Archeol., 31. — Pugh-Humphreys G. P. a. W. Sinclair. (1970). Ultrastructural studies relating to the surface morphology of cultured cells. Journ. Cell Sci., Cambridge Univ. Press, 6 (2). — Report on the British Museum 1966—1968. (1969). — Resch A. u. R. Blaschke. (1968). Über die Anwendung des Raster-Elektronenmikroskopes in the Holzanatomie. Planta (Berl.), 78. — Reumuth H. u. V. Becker. (1969). Stereoscan, ein neues Elektronenmikroskop. Erste anatomische Bilder. Zugleich ein Beitrag zur Blut-Gefäßwandbeziehung, 46. — Reyre Y. (1968). Valeur taxonomique de la sculpture de l'exine des pollen fossiles attribués aux Gymnospermes ou aux Chlamydospermes. C. R. Acad. Sc. Paris, 267D. — Richter I.-E., K. Vogel u. H.-J. Huber. (1968). Die Untersuchung unfixierter pflanzlicher Objekte mit dem Raster-Elektronenmikroskop «Stereoscan». Mikroskopie, 69 (2). — Ridgway J. E. a. J. J. Scvarla. (1969). Scanning electron microscopy as an aid to pollen taxonomy. Ann. Miss. Bot. Gard., 56, 2. — Riegel W. (1968). Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). 2. Sporae dispersae. Palaeontographica, 123 (B), 1—6. — Robyns A. a. S. Nilsson. (1970). *Macrocarpaea browallioides* (Ewan) A. Robyns et S. Nilsson comb. nov. (*Gentianaceae*). Bull. Jard. Bot. Nat. Belg., 40. — Roland F. (1968). Étude de l'ultrastructure des apertures. Pollen a sillons. Pollen et Spores, 10, 3. — Roland F. (1969). Etude de l'ultrastructure des apertures: III. Compléments fournis par le microspore électronique. Pollen et Spores, 11, 3. — Schopf J. W. (1970). Electron microscopy of organically preserved Precambrian microorganisms. Journ. Paleont., Soc. Econom. Paleont., Mineral. a. Paleont. Soc., 44, 1. — Scurfield G. a. S. Silva. (1969). The structure of reaction wood as indicated by scanning electron microscopy. Austr., Journ. Bot., 17. — Scurfield G. a. S. R. Silva. (1970). The vestured pits of *Eucalyptus regnans* F. Muell.: a study using scanning electron microscopy. Bot. Journ. Linn. Soc., 63. — Sedov N. (1970). Théorie quantitative des systèmes en microscopie électronique a balayage, a miroir et a émission. Journ. Microscopie, 9 (1). — Smith K. C. A., B. A. a. C. W. Oatley. (1955). The scanning electron microscope and its fields of application. British Journ. Applied Phys., 6 (11). — Stadner H. a. A. R. Edwards. (1968). Electron microscopic studies on Upper Eocene Coccoliths from the Oamaru Diatomite, New Zealand. Wien. — Sylvester-Bradley P. C. (1969). Aluminium coating in scanning electron microscopy. Micropaleontology, 15 (3). — Taylor T. N. (1968). Application of the scanning electron microscope in paleobotany. Trans. Amer. Microscop. Soc., 87 (4). — Taylor T. N. a. D. A. Eggert. (1969a). Studies of spores from Carboniferous fructifications. I. Introductions and preliminary survey utilizing the scanning electron microscope. Trans. Amer. Microscop. Soc., 88 (3). — Taylor T. N. a. D. A. Eggert. (1969б).

Preliminary study of spores from Carboniferous fructifications utilizing the scanning electron microscope. Proc. Engis Stereoscan Colloquim, Morton Grove. — Taylor T. N. a. M. A. Millay. (1969). Application of the scanning electron microscope in palaeobotany. Proc. II. Annual Scanning Electron Microscop. Symp. II. P. Res. Inst., Chicago. — Thornhill H. W., R. K. Matta a. W. H. Wood. (1965). Examination of threedimentional microstructures with the scanning electron microscope. Grana palinol., 6. — Thornton P. R. (1968). Scanning electron microscopy. — Tschudy B. D. (1969). Species of Aquillapollenites and Fibulapollis from two Upper Gretaceous localities in Alaska. Geol. Surv. Prof. Pap., 643A; Washington, A1—A15. — Wartmann R. (1969). Sudie über die papillen-förmigen Verdickungen auf der Kutikule bei Cordaites an Material aus dem Westfal der Saar-Karbons. Argum. Pal., 3. — Zworykin V. K., J. Hiller a. R. L. Snyder. (1942). A scanning electron microscope. Bull. Amer. Soc. Test. Mater., 117.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VII 1970).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 658.516 : 581.524.44

О ТИПЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

A. A. NITZENKO. ON THE TYPE OF THE VEGETATIONAL COVER

В № 5 «Ботанического журнала» за 1968 год появился очень интересный отчет о дискуссии в отделе геоботаники БИН по поводу статьи Б. Н. Норина: «О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике». Поскольку этот вопрос вынесен на страницы журнала, и дискуссия, как явствует из текста, будет продолжена, ее рамки, без сомнения, желательно расширить. В связи с этим мне хочется высказать свое мнение по затронутым вопросам и ходу их обсуждения.

Мне кажется, что дискуссия внесла гораздо меньше взаимопонимания, чем хотелось бы, и прежде всего потому, что участники все время говорили о разных понятиях, называя их одними и теми же терминами. При этом определений, как правило, не давалось. Это еще раз показывает, насколько важно для развития теории фитоценологии уточнение и унификация основных понятий (что совершенно правильно отмечали в дискуссии Н. В. Матвеева и В. И. Василевич). Необходимо было с самого начала четко определить: 1) что такое фитоценоз, 2) что такое группировка, 3) что такое синузия, 4) что такое вообще «фитоценотический», 5) что такое эдификатор, 6) что такое растительность и растительный покров, 7) что такое жизненная форма или биоморфа (экобиоморфа), 8) чем должны различаться растительные зоны, 9) что такое «диссоциированность».

Под фитоценозом Б. Н. Норин и его оппоненты явно разумеют разные вещи, и эта разница в трактовке восходит к глубоким историческим корням. Издавна существуют две тенденции применения этого термина — более широкая и более узкая. Согласно более распространенной в настоящее время трактовке фитоценоз — любой качественно своеобразный и отличный от соседних «контур» достаточно сомкнутого растительного покрова, каковы бы ни были его происхождение, историческая выработанность, внутренняя взаимообусловленность и т. п. По другой, восходящей к Алехину и Раменскому (о которых в ходе дискуссии никто не вспоминал), фитоценоз — не всякая совокупность растений, а только организованная взаимоотношениями в определенную исторически выработанную форму, способная к саморегуляции и восстановлению, достаточно постоянная и т. п. Норин явно склоняется ко второй трактовке, тогда как многие его оппоненты — к первой, и без предварительного уточнения вопроса нельзя достичь взаимопонимания в главном предмете дискуссии. Когда, например, В. В. Петровский, полемизируя с Нориным, указывает, что отдельную группировку надо считать ценозом, так как она имеет все признаки такового, это не проясняет дела, поскольку сначала надо выяснить, что считать «признаками такового», а в данном случае признаки явно подразумеваются разные.

В геоботанике иногда наблюдаются своеобразные парадоксы: понятие как бы отрывается от неполного, неудачного или устаревшего определения и начинает жить самостоятельно, уже не соответствуя ему, причем, однако, определение долго еще не пересматривается. Так случилось отчасти и с понятием фитоценоза. Во многих обычных (не отвергаемых) определениях подчеркивается его организованность борьбой за существование и связанность компонентов взаимодействиями (причем не указывается: каждого с каждым или каждого со своими соседями). Однако же фитоценозы в обычном понимании включают всю гамму от случайных популяций, только что выросших на новом субстрате и в первом поколении еще никак не организованных взаимоотношениями, до очень сложных образований, где действительно ведущую роль играют взаимный отбор и приспособление друг к другу. В первом случае отбирающую роль играет только экотоп, а далее следуют все градации вплоть до наличия ярко выраженного отбора взаимовлияниями, т. е. известной автономности от первичного экотопа. Это и дало основание Б. М. Миркину различать биогеоценозы и геобиоценозы, о чем уже говорил на дискуссии Василевич.

Конечно, и в этом последнем случае экотоп лимитирует состав популяций, но здесь он в основном определяет развитие вида-эдификатора или эдификаторной группы, прочие же виды подбираются к создаваемой этими видами обстановке, а не к первичным, не опосредствованным условиям. Это многообразие и вызывает споры о том, где провести грань между ценозом и не ценозом. Глизон вообще отрицал значение фитоотбора, признавая лишь воздействие первичного экотопа. Алехин, Раменский и другие различали фитоценозы и группировки, т. е. совокупности, отобранные взаимовлияниями и отобранные «экотопически».

Норин несомненно стремился отделить от прочих «ярко фитоценотические» совокупности и выбрал критерием наличие эдификатора, поскольку (как подчеркнул при обсуждении Б. А. Юрцев) виды определяют друг друга не в равной мере, и если уже фитоотбор начал осуществляться, то он, как уже говорилось, протекает путем приспособления большинства видов к одному или нескольким наиболее конкурентоспособным и могущим изменять среду. Однако при этом Норин неизбежно разошелся с общепринятой трактовкой и, как отмечалось в дискуссии, сузил понятие фитоценоза. Однако нельзя сказать, что он сильно разошелся с общепринятым о п р е д е л е н и е м. Здесь-то и выступает несоответствие понятия определению. Василевич совершенно правильно отметил, что если следовать принятому определению, то лишь немногие фитоценозы окажутся таковыми. Весьма показательно, что в свое время В. С. Ипатов, буквально следуя этому определению, перенес название фитоценоза на объект, позднее названный им ценоячейкой. Между тем все дело заключалось в том, что, принимая определение фитоценоза как совокупности растений, связанных взаимовлияниями, он мысленно читал: «каждое с каждым», тогда как в общепринятом определении имеется в виду, хотя и не оговорено: «каждое со своими соседями», ибо ценоз может простираться на километры, и ни о каком взаимовлиянии между крайними экземплярами не может быть и речи. Отчасти то же произошло с Нориным; он попытался ограничить понятие фитоценоза лишь теми категориями, которые, согласно некоторым широко бытующим определениям, организованы борьбой за существование между растениями. А так как определения в ходе дискуссии не уточнялись, то, естественно, все участники остались при своих мнениях.

Также осталось неясным, что такое группировка. Петровский считает, что это «сочетание растений, объединенное общностью процессов, протекающих в ходе взаимодействия», поэтому «диссоциированная группировка» Норина — вообще не группировка. Однако определение недостаточно четко. В каком смысле объединенное? И каков критерий общности? Очевидно, проще было бы сказать: «сочетатание, в котором растения взаимодействуют друг с другом». Однако Норин явно понимает группировку более узко, и у него критерий — не наличие взаимодействий вообще, а такая их интенсивность, при которой они уже выступают как основной фактор состава и структуры. Это разные вещи.

Еще запутаннее оказалось понятие синузии. Здесь особенно ярко выявилось, что объем каждого понятия таков, какой мы согласились ему придавать, и без договоренности в этом вопросе спор будет вестись на разных языках. Норин выдвигает свое понятие синузии, а его оппоненты возражают с позиций иного понимания. Считая синузию образованием более простым, Норин полагает, что синузия не может состоять из синузий, а авторы, обозначающие термином «синузия» более сложное явление, считают, что может. Справедливо и то и другое — смотря по тому, что называть синузией.

Вообще трактовка этого понятия сильно запуталась и тоже, по-видимому, довольно далеко отошла от определения Сукачева, по которому синузия непременно должна быть обособлена в пространстве или времени. С этой точки зрения никак нельзя относить к синузиям высшего порядка ценоячейку Ипатова, как это делает Юрцев, поскольку она такой обособленности не имеет. Кроме того, у нас до сих пор не всегда правильно понимаются взгляды Гамса, в свое время подвергшиеся искажениям, вероятно за счет сложности и трудности их изложения в подлиннике. Так, Петровский считает, что многоярусные группировки — это синузии 3-го порядка по Гамсу. Это вовсе не так. Здесь нет места излагать концепции Гамса, но на самом деле его синузии 3-го порядка — это такие прочно сцепленные комбинации двух или более ярусов, к о т о р ы е в с е г д а в с т р е ч а ю т с я т о л ь к о в м е с т е и н и к о г д а о т д е л ь н о. По словам самого Гамса, это явление крайне редкое. У нас же часто отождествляют синузии 3-го порядка по Гамсу просто с любыми фитоценозами, имеющими более одного яруса.

Также осталось неясным, что подразумевать под фитоценотическим. По В. В. Петровскому, все, что зависит от фона окружающих условий, — уже не фитоценотично. Так, саморегуляция — не фитоценотический процесс, поскольку она протекает в системе: «растительная группировка—экотоп». Смена ассоциаций на вырубке — тоже, так как при этом растительность непрерывно изменяет экотоп. Тогда что же фитоценотично? Ведь вне влияния условий и влияния на условия никакое явление в растительности не мыслится. Напротив, набор жизненных форм, по мнению Петровского, — фитоценотическое явление, а по мнению Норина и некоторых других, — нет. Но ведь он тоже создается не автономно, а бывает разным в различных условиях, да и сама экобиоморфа — результат приспособления к среде. В. Д. Александрова предложила различать внутри геоботаники фитоценологию как раздел, специально занимающийся именно фитоценотическими категориями (а Д. Н. Сабуров в этой связи упомянул биосоциологию в смысле Па-

ческого). Но возможны ли чисто фитоценотические категории? Вопрос о фитоценотической и экотопической обусловленности очень сложен. Весьма существенна прозвучавшая у Юрцева и Н. В. Матвеевой мысль о том, что в конечном (может быть, точнее, в первичном) счете фитоценоз организуется экотопом. Вернее было бы сказать, что экотоп направляет систему взаимоотношений в определенное русло. Юрцев возражал против отделения Нориным фитоценозов и синузий как фитоценотически обусловленных категорий от аггрегаций как экотопически обусловленных именно потому, что, по его мнению, все обусловлено экотопически. Однако вопрос опять-таки упирается в многообразие явлений и нечеткость терминологии. Норин, очевидно, относит к фитоценотическим не те явления, которые протекают вне влияния экотопа (таких нет), а такие, где взаимоотношения между растениями определяют основные черты растительного покрова. Опять-таки хорошо известно, что существует целая гамма переходов от тесно спаянных сочетаний видов, в которых удаление одного из важных компонентов ведет к изменению всего состава и характера растительности, до текучих, неопределенных и случайных комбинаций, где удаление любого вида ничего существенно не меняет. Сознательно или бессознательно, но их всегда пытались различать, о чем уже говорилось выше в связи с понятием фитоценоза. Это пытается сделать и Норин.

Неоднозначно трактовалось при обсуждении и понятие эдификатора. Норин определяет эдификатор как вид, который создает или ограничивает возможность появления новых растений. Следовало добавить: «настолько, что определяет состав всего остального набора», а поэтому оппоненты совершенно правы, указывая, что с этой точки зрения почти все виды — эдификаторы. Однако никто этого добавления не сделал. Любопытно другое. Упрекая Норина в том, что он сузил понятие фитоценоза, ограничив его лишь сообществами с наличием эдификаторов, оппоненты при этом мыслят понятие эдификатора в согласии с обычной трактовкой, одновременно же обвиняя Норина в его расширении. Однако если понимать оба термина в объеме Норина, то одно компенсирует другое; при его широком понимании эдификатора почти все ценозы действительно имеют эдификаторов, и объем фитоценоза оказывается вовсе не таким уж узким. Налицо спор, вызванный в основном терминологической недоговоренностью.

Также все еще требует уточнения вопрос о содержании термина «растительный покров». С определением Норина, с моей точки зрения, трудно согласиться. Естественнее считать, что растительность — это совокупность территориальных образований, а растительный покров — нечто сомкнутое и связанное взаимовлияниями, а не наоборот. Однако никто из участников дискуссии, полемизируя с Нориным, не дал своего позитивного определения.

Открытым остался и вопрос о том, чем же должны различаться между собой растительные зоны. Петровский ставит в упрек Норину, что если дополнить его построения другими, более южными зонами, то окажется, что ни одна зона не имеет своих специфических форм ассоциирования, т. е. своего типа растительности. А должна ли она его иметь, тем более при понимании типа растительности в смысле Норина? Несовпадение типов растительности Норина с зональными подчеркивали Юрцев и Василевич, причем первый видит в этом недостаток, а второй — достоинство. Я же думаю, что это просто факт, который надлежит констатировать. Растительность имеет как особенности, подчиняющиеся зональным закономерностям, так и не подчиняющиеся. Это то и надо различать и исследовать. Формы ассоциирования (т. е. типы растительности Норина) безусловно во многом конвергируют в различных зонах. Полярные и аридные пустыни, которые не раз упоминались в ходе дискуссии, конечно, в каких-то своих особенностях конвергентны, хотя факторы, вызывающие эти особенности, глубоко различны.

Наконец, даже в такой термин, как «диссоциированность», как оказалось, вкладывается разное содержание. Петровский считает его неудачным, поскольку «диссоциированный» значит: «прежде ассоциированный», тогда как Норин употребляет его просто в смысле: «не ассоциированный». Приходится согласиться со вторым. Латинский префикс «дис» может означать просто «не» (ср. «дистрофный» — «не питательный», а вовсе не обязательно: «прежде бывший питательным, а потом переставший»). Притом же более распространенный в этом смысле префикс «а» (ср. «абиотический») здесь невозможен, так как пришлось бы писать: «аассоциированный».

В целом впечатление от дискуссии можно сформулировать следующим образом.

Мысли Б. Н. Норина безусловно очень интересны. Вероятно, они встретили бы гораздо большее понимание и сочувствие, если бы были изложены в специфической терминологии, а не в форме облечения новых понятий в привычные термины, уже занятые для обозначения иных или во всяком случае несколько отличных явлений. При этом в ряде случаев, используя привычный термин, Норин не дал достаточно четких определений нового содержания. Вряд ли следует менять таким образом уже установившийся объем понятий. С другой стороны, не дали своих определений и выступавшие, что́ и придало всей дискуссии преимущественно терминологический характер.

По существу же Норин предложил новый и оригинальный подход к изучению некоторых сторон растительного покрова. То, что́ он называет типами растительности, лучше, во избежание путаницы, назвать как-то иначе, — быть может, типами ткани взаимодействий. Б. А. Юрцев совершенно правильно констатировал наличие в последнее время у ряда геоботаников тенденции к различению подобных

категорий. Очевидно, это назрело и нужно, и возникновение подобных концепций совершенно закономерно. Спорным остается вопрос, надо ли заменять этой классификацией имеющиеся. Такая тенденция у Норина, пожалуй, есть, но думается, что правильнее рассматривать его классификацию как параллельную, накладывающуюся на другие. И именно анализ такого «наложения» и рассмотрение соотношений между типами Норина и типами в обычном смысле может дать массу интересных выводов и помочь более углубленному пониманию многих фитоценотических закономерностей.

А. А. Ниценко.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 23 VII 1968—29 I 1969).

УДК 019.941 : 93/99 : 58 : 001.5 (571.1)+(571.5)+(571.6)

Г. В. Крылов, Н. Г. Салатова. История ботанических исследований в Сибири и на Дальнем Востоке. Изд. «Наука», Сибирское отделение, Новосибирск, 1969, 276 стр.

P. L. GORCHAKOVSKY. (A REVIEW). *G. V. KRYLOV, N. G. SALATOVA.* THE HISTORY OF BOTANICAL RESEARCH IN SIBERIA AND IN THE RUSSIAN (SOVIET) FAR EAST. 1969

Сибирь и Дальний Восток на протяжении более 200 лет были объектами пристального внимания ботаников и лесоведов. В историю ботанических исследований этой территории немало ярких страниц вписали С. П. Крашенинников, И. Г. Гмелин, П. С. Паллас, К. Ф. Ледебур, Н. С. Турчанинов, К. И. Максимович, А. Ф. Миддендорф, Ф. Шмидт, П. Н. Крылов, А. Я. Гордягин, В. В. Сапожников, В. Л. Комаров, Б. К. Шишкин, В. В. Ревердатто, Л. П. Сергиевская, М. Г. Попов. Кроме того, здесь работали многие другие ботаники и лесоведы. Особенно большой размах исследования приняли в годы советской власти, когда возникли академические научные центры в Новосибирске, Иркутске, Якутске, Магадане, Хабаровске и во Владивостоке, сформировались и окрепли коллективы ботаников на кафедрах высших учебных заведений. История ботанических исследований восточной части нашей страны очень интересна и поучительна. Изучение ее дает возможность яснее представить достигнутые результаты, лучше оценить современные рубежи знаний, наметить перспективы и пути дальнейших поисков.

Литература, посвященная растительному миру восточной части нашей страны, от Урала до побережья Охотского моря, огромна и ориентировка в ней становится в наши дни нелегким делом даже для специалиста. Научные работники вынуждены тратить значительную часть своего времени на библиографические изыскания. Большим подспорьем в этом отношении являются обзорные и справочные работы.

Недавно вышедшая книга Г. В. Крылова и Н. Г. Салатовой преследует двоякую цель: дать исторический очерк ботанических и лесных исследований в Сибири и на Дальнем Востоке со времени их начала до наших дней и облегчить исследователям, особенно молодым, ориентировку в большой научной литературе, в массе изданий, иногда очень редких и труднодоступных.

Эти задачи авторы в основном выполнили успешно. Появлению книги предшествовали долгие годы упорного труда, библиографических изысканий, переписки с многочисленными корреспондентами, ответившими на вопросы разосланной анкеты и сообщившими сведения о себе и своих коллегах. Успеху способствовал также и вклад одного из авторов — Г. В. Крылова — в изучение лесов Сибири, его ориентировка в научной проблематике, знакомство с основными научными центрами, личные контакты со многими специалистами; будучи лесоведами, авторы уделили в своем труде больше внимания истории лесных исследований.

Книга не претендует на полноту охвата био- и библиографических данных, тем более, что много ценных материалов читатель может найти в «Библиографии флоры Сибири» Д. И. Литвинова (1909), в книге «Коллекторы и коллекции по флоре Сибири» И. П. Бородина (1909), а также в словаре «Русские ботаники» С. Ю. Липшица (тома I—IV, 1947—1952), к сожалению, не законченном публикацией. Однако авторы стремились указать основную литературу и охарактеризовать маршруты и результаты наиболее важных экспедиций и исследований.

Состоит книга из введения, шести глав, библиографии, двух приложений и именного указателя. В первой главе дан краткий обзор дореволюционных исследований. Вторая глава посвящена периоду организации советских исследований в первое их десятилетие (1918—1927 гг.). Исследовательские работы в годы трех пятилеток (1928—1940 гг.) рассматриваются в третьей главе, а в период Великой Отечественной войны 1941—1945 гг. — в четвертой. В следующей, пятой главе характеризуется развитие исследовательских работ в послевоенный период (1946—

1955 гг.), в шестой главе речь идет о развитии исследований в течение следующих двенадцати лет (1956—1966 гг.). Библиография насчитывает 1953 наименования. В первом приложении приведен список исследователей, защитивших кандидатские диссертации по ботанике, лесоведению и лесоводству на сибирском и дальневосточном материале, с указанием темы диссертации и места защиты (442 наименования), во втором — аналогичный список исследователей, защитивших докторские диссертации (104 наименования). О широте охвата персоналии и объеме проделанной авторами первичной библиографической работы свидетельствует именной указатель, заключающий 2184 фамилии исследователей. Книга иллюстрирована 77 индивидуальными и одним групповым портретом ботаников и лесоведов, работавших в Сибири и на Дальнем Востоке. Для территории, охватываемой книгой, это несомненно наиболее полный из когда-либо опубликованных наборов портретов исследователей растительного мира, он сам по себе представляет большую ценность для истории науки.

В отличие от многих работ по истории естествознания, опубликованных в последнее время, в рассматриваемом труде уделено особенно большое внимание исследованиям, проведенным в советский период, работы же, выполненные до 1917 года, иногда изложены даже слишком схематично.

Книгу в целом можно охарактеризовать как полезную. Однако авторам не удалось избежать некоторых неточностей, спорных положений, упущений и ошибок.

В частности, Крылов и Салатова заявляют, что в книге идет речь о ботанических и лесных исследованиях в Сибири и на Дальнем Востоке, а между тем предлагаемое ими подразделение этих территорий весьма произвольно: Магаданскую и Камчатскую области они относят к Сибири, а к Дальнему Востоку — лишь Амурскую область, Хабаровский и Приморский края и Сахалинскую область (стр. 5). Едва ли следовало отступать от принятого в физической географии понимания Дальнего Востока. Согласно мнению большинства физикогеографов (см., например, Н. А. Гвоздецкий и Н. И. Михайлов, Физическая география СССР, Географгиз, 1963), к советскому Дальнему Востоку относится восточная приморская часть СССР в рамках Амурско-Сахалинской страны и Северопритихоокеанской страны (последняя включает Чукотско-Корякскую область, Охотскую область и Камчатку). К Западной Сибири наряду с другими областями авторы почему-то относят *западную* (!) часть Свердловской и Челябинской областей (стр. 5), хотя фактически сюда относится их восточная часть.

В тексте не всегда соблюдается единство в подаче материала, иногда нарушаются пропорции в изложении, можно заметить элемент случайности и субъективности в выборе источников, включенных в библиографию. Жаль, что в библиографию не вошли некоторые важные работы, опубликованные отечественными исследователями флоры и растительности Сибири и Дальнего Востока на иностранных языках. Странно, что среди 78 фотоиллюстраций не нашлось места для портретов В. Л. Комарова, Б. К. Шишкина и Л. П. Сергиевской. Пожалуй, не следовало бы под портретами ученых вместе с фамилиями и инициалами указывать их ученые звания или степени (профессор, доктор наук и т. п.), так как эти титулы (или их отсутствие) не всегда достаточно характеризуют подлинный вклад в науку того или иного исследователя, а имена говорят сами за себя.

Непонятно, почему аллелопатия (стр. 3) возведена в ранг самостоятельной науки и поставлена в ряд с такими давно оформившимися и ясно отграниченными друг от друга научными дисциплинами, как систематика растений, биогеоценология и ботаническое ресурсоведение. Неясно также, почему на стр. 11 С. П. Крашенинников назван первым русским *природным* академиком-ботаником (в современной речи такой оборот не употребляется), а Александр Густав Шренк повсюду именуется А. И. Шренком (стр. 18, 22, 273).

Имеются и некоторые другие фактические ошибки. Так, например, на стр. 125 написано: «В 1944 г. в Красноярске СибЛТИ издал монографию В. А. Поварницына „Кедровые леса СССР“, которая послужила *затем* темой для защиты автором докторской диссертации» (разрядка моя, — *П. Г.*). Фактически же Поварницын защитил диссертацию значительно раньше опубликования монографии, не в 1946 г. и не в Институте леса АН СССР, как указано в приложении № 2 на стр. 255, а в 1939 г. в Ленинградском университете. В том же приложении, по-видимому, перепутаны наименования тем диссертаций Т. Ф. Возженникова и Г. А. Глумова.

Однако указанные недостатки, как и другие мелкие упущения, на которых не стоит останавливаться, не могут заслонить главного: Г. В. Крыловым и Н. Г. Салатовой написан нужный труд. Эта книга, хорошо оформленная и изданная, в течение многих лет будет настольной для ботаников и лесоведов, связанных с изучением Сибири и Дальнего Востока, к ней будут обращаться студенты и аспиранты, она может быть полезной для историков науки, географов, краеведов и ресурсоведов.

П. Л. Горчаковский.

Институт экологии растений и животных Уральского филиала Академии наук СССР, г. Свердловск.

(Получено 30 III 1970).

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 006.3 : 57 : 002.6 (571.6)

СИМПОЗИУМ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ СУШИ СЕВЕРА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА» (г. ПЕТРОПАВЛОВСК-КАМЧАТСКИЙ, 2—5 IX 1969)

K. D. STEPANOV A. A SYMPOSIUM «ON THE BIOLOGICAL RESOURCES OF LANDS IN THE NORTH OF THE SOVIET FAR EAST» HELD IN PETROPAVLOVSK OF KAMCHATKA ON SEPTEMBER 2—5, 1969

Симпозиум был организован Биолого-почвенным институтом СО АН СССР совместно с Камчатским областным комитетом КПСС и Камчатским областным исполнительным комитетом депутатов трудящихся. Он преследовал цель подвести итоги исследованиям, освещающим современное состояние, использование, воспроизводство и охрану растительности, животного мира и почв Камчатской и Магаданской областей, северных районов Хабаровского края и Амурской области, а также определить актуальные проблемы дальнейших работ.

В симпозиуме приняло участие около 300 представителей 80 научно-исследовательских учреждений, учебных заведений, а также производственных организаций Дальнего Востока, Сибири, Якутии, Урала и других районов СССР.

Симпозиум открыл первый секретарь Камчатского обкома КПСС М. А. Орлов, отметивший, что на Камчатке такое широкое совещание, посвященное биологическим ресурсам севера Дальнего Востока в целом, проводится впервые, что оно весьма своевременно и окажет большую помощь в дальнейшем развитии производительных сил Дальнего Востока.

На пленарном заседании был заслушан обобщающий коллективный доклад биологов Биолого-почвенного института Н. Г. Васильева, Л. А. Ивлиева, К. Д. Степановой (Владивосток) об итогах изучения биологических ресурсов суши севера Дальнего Востока и перспективах дальнейших исследований.

Биологическим ресурсам Камчатской и Магаданской областей были посвящены доклады А. П. Полуэктова (Петропавловск-Камчатский) и В. Л. Контримавичуса (Магадан). Естественным кормовым угодьям северных районов Дальнего Востока и задачам их дальнейших исследований — доклад К. Д. Степановой (Владивосток), современному состоянию, использованию и воспроизводству лесов этих районов — сообщение В. А. Розенберга (Владивосток).

Г. Ф. Бромлей (Владивосток) выступил со специальным докладом об охране природы Дальнего Востока.

На симпозиуме работало 5 секций: 1) растительных ресурсов и почв; 2) растениеводства; 3) леса; 4) зоологии и 5) энтомологии.

На секции «Растительные ресурсы и почвы» заслушано и обсуждено 28 докладов и сообщений. Естественным кормовым угодьям Камчатской области посвятили доклады К. Д. Степанова, М. А. Щербова (Владивосток), В. П. Ярошенко (Петропавловск-Камчатский). Докладчики охарактеризовали особенности флоры и растительности лугов, своеобразие химического состава растений Камчатки и особенности их биологии; отметили причины деградации пастбищ и обосновали системы мероприятий правильного использования кормовых угодий, а также приемы повышения урожая и качества травостоев естественных лугов и сеяных трав. В. М. Тужилин (Петропавловск-Камчатский) остановился на интродукции кормовых растений для Камчатки; для области перспективным силосным растением оказалась гречиха Вейриха.

Значительное внимание было уделено изучению болот. Этому вопросу посвящены доклады Н. И. Пьявченко (Петрозаводск), Ю. С. Прозорова, Н. И. Савченко, Е. С. Петрова (Хабаровск).

В докладах Н. Г. Васильева и К. Д. Степановой (Владивосток) приведены материалы по высокогорьям Камчатки. Отмечена высотная поясность растительности

вулкана Шивелуч, а также бедность альпийской растительности в горах Камчатки при широком распространении здесь горных тундр.

Доклады М. Н. Аврамчика (Хабаровск), А. П. Хохрякова (Москва) посвящены растительности Магаданской области, а Н. С. Шеметовой (Владивосток) — растительности Тугуро-Чумиканского района Хабаровского края. Вопросы систематики и хозяйственного использования зонтичных изложил в своем докладе П. Г. Горовой (Владивосток). Дендрофлоре севера Дальнего Востока посвятил свой доклад Д. П. Воробьев (Владивосток). Т. В. Самойлова (Уссурийск) остановилась на вопросах интродукции камчатских плодово-ягодных и декоративных растений в районы Приморья и привела материалы по характеристике их состояния в районе интродукции. М. Т. Мазуренко (Москва) дополнила выступление Самойловой материалами об изменчивости жимолости камчатской — ценного растения для культуры.

Н. М. Шелякин (Петропавловск-Камчатский) отметил необходимость изучения генезиса почв Камчатки и вопросов агропроизводственной характеристики их.

М. А. Назарова и А. А. Аблакатова (Владивосток) указали на недостаточную изученность флоры грибов Камчатской области, особенно агариковых и несовершенных (к последним относится большинство возбудителей болезней сельскохозяйственных растений).

Доклады В. А. Алексеева (Ленинград), В. Л. Морозова, К. Д. Степановой, М. А. Щербовой (Владивосток) были посвящены первым исследованиям режима лучистой энергии в фитоценозах Камчатки, а также фотосинтезу и продуктивности некоторых травянистых сообществ, а доклады Н. И. Хлыновской (Колыма) и З. А. Назаровой (Петропавловск-Камчатский) — вопросам агроклиматологии. В них рассматривались термические ресурсы Магаданской области и вопросы агроклиматического обоснования размещения сельскохозяйственных культур на ее территории, а также основные агроклиматические факторы Камчатской области. В докладе Н. А. Нечаевой (Петропавловск-Камчатский) дана гидрохимическая характеристика поверхностных вод Камчатки.

На секции растениеводства было заслушано 15 докладов и сообщений. Основным итогам и проблемам научно-исследовательских работ по сельскому хозяйству в районах севера Дальнего Востока был посвящен доклад Г. Т. Казьмина (Хабаровск).

На особенностях возделывания картофеля и овощей в этих районах остановились Н. А. Гарин, И. Б. Тужилина (Петропавловск-Камчатский), М. И. Татарченков, Е. П. Домрачев (Магадан).

Интересные материалы о долголетии клевера красного в культуре на Камчатке и о развитии клубеньковых бактерий привела Н. Н. Качура (Владивосток).

Агротехника многолетних трав Магаданской и Камчатской областей рассматривалась в выступлениях Т. М. Стружкиной (Петропавловск-Камчатский) и Т. В. Денисова (Магадан). В докладе А. П. Федорченко (Петропавловск-Камчатский) приведены материалы о сорной растительности Камчатки и возможных мерах борьбы с ней.

Использованию дальневосточных месторождений вермикулита при гидропонном выращивании растений в тепличных условиях посвятили доклад Лар. А. Бойко, Людм. А. Бойко, Л. В. Кузина и И. Я. Горис (Владивосток).

О вирусных болезнях и особенностях семеноводства картофеля на севере доложили В. Д. Костин, В. П. Омельченко и В. Г. Рейфман (Владивосток). Проблема биохимии и физиологии растений в северных районах Дальнего Востока рассматривалась в докладе И. Ф. Беликова (Владивосток).

На секции леса было заслушано 14 докладов и сообщений.

Характеристику лесных ресурсов севера Дальнего Востока дали Н. И. Кречетов, В. А. Челышев, А. С. Шейнгауз (Хабаровск), отметив, что к настоящему времени все леса северных районов Дальнего Востока известны, но методом наземного лесоустройства охвачено всего около 3% площади, они указали также на низкий уровень интенсивности ведения лесного хозяйства.

А. С. Агеенко (Хабаровск) остановился на итогах и задачах научных исследований по лесному хозяйству. Он отметил, что к настоящему времени собраны значительные материалы по типологической характеристике основных лесных формаций Камчатки, юга Магаданской области и севера Хабаровского края.

На необходимости исследований по искусственному возобновлению лесов дальневосточного севера указано в докладе А. А. Ершова (Хабаровск). Вопросам лесного семеноводства посвящен доклад Н. В. Кречетовой (Хабаровск). В. А. Афанасьев и Д. Ф. Ефремов (Камчатская область) доложили о изученнности лесов Камчатки, а И. И. Котляров (Магадан) коснулся основных направлений исследований лесов Магаданской области.

В докладе Н. Е. Кабанова (Москва) большое внимание уделено характеристике каменноберезовых лесов; В. А. Шамшин (Петропавловск-Камчатский) свое выступление посвятил динамике их продуктивности в связи с изменением широты местности и высоты над уровнем моря.

В докладе Д. Ф. Ефремова рассматривались взаимосвязи роста и развития надземных и подземных частей лиственницы курильской. Н. Л. Калужников осветил вопросы восстановления лиственничных лесов в условиях Камчатки.

Характеристика лесов материковой части севера Дальнего Востока была приведена в докладах В. А. Розенберга (Владивосток), И. И. Котлярова (Магадан),

И. П. Щербакова и Н. С. Медведевой (Якутск), Н. Г. Васильева (Владивосток), Ю. И. Манько и В. П. Ворошилова (Владивосток) и других.

На секции зоологии и энтомологии заслушано 28 докладов, посвященных различным вопросам изучения беспозвоночных и позвоночных животных, гельминтологии, ихтиофауне внутренних водоемов, лесной и сельскохозяйственной энтомологии. На секции обсуждалось также состояние оленеводства и кормовых ресурсов тундры и вопросы приготовления и скармливания скоту силоса из гречихи Вейриха.

Выступившие в прениях на пленарном и секционных заседаниях И. Г. Эйхфельд (Москва), В. Н. Скалон (Иркутск), В. Н. Андреев (Якутск), А. С. Хоментовский (Хабаровск), Н. Г. Хорошайлов (Ленинград), Л. Г. Еловская (Якутск) и другие отметили, что биологические учреждения Дальнего Востока совместно с центральными научно-исследовательскими учреждениями проделали большую и разностороннюю работу по изучению, рациональному использованию и воспроизводству своеобразных ресурсов севера Дальнего Востока. Выступающие подчеркнули необходимость расширения комплексных стационарных биогеоценотических исследований и усиления координации исследовательской работы.

Симпозиум принял резолюцию, в которой наметил задачи дальнейшего изучения биологических ресурсов суши севера Дальнего Востока и рекомендовал организационные мероприятия, способствующие их реализации.

К. Д. Степанова.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного филиала СО АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.

(Получено 15 I 1970).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22 : 58

О РАБОТЕ СЕКЦИЙ И КОМИССИЙ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

A. I. TOLMATCHEV. ON THE WORK OF THE SECTIONS AND COMMITTEES OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

Работы Всесоюзного ботанического общества в промежутках между съездами, созываемыми через интервалы в несколько лет, сводятся в основном к работе региональных отделений Общества (в том числе республиканских ботанических обществ), размещенных в многочисленных научных центрах страны, и секций и комиссий его центральной организации в Ленинграде. На опыте работ последних звеньев нашего Общества мы и остановимся.

Секции и комиссии Ботанического общества строят свою работу по-разному. Издавна сложившейся формой ее организации является периодический созыв очередных заседаний, на которых заслушиваются и подвергаются обсуждению научные доклады членов Общества, посвященные вопросам компетенции соответствующей секции или комиссии. Примером подразделений Общества, ведущих работу этого типа, могут служить его старейшие секции — Микологическая, Флоры и растительности, Комиссия стационарных исследований. Эффективность работы таких секций и комиссий зависит от ряда обстоятельств: прежде всего от актуальности ставящихся на обсуждение вопросов, определяющей заинтересованность членов секций (комиссий) в их собраниях; далее, регулярность, наличие определенного ритма в работе секции (комиссии); существенным фактором, влияющим на успех работы, являются связи руководства секции (комиссии) с широким кругом специалистов, не только ленинградских, но и иногородних, для которых, в особенности, возможность постановки обсуждения их работ в центральной организации Ботанического общества может иметь большое значение. Разумеется, все эти условия реализуются в определенной зависимости от удачного выбора лиц, осуществляющих руководство соответствующей секцией или комиссией.

Другой характер носит работа некоторых комиссий, выступающих в качестве организаторов общесоюзных или широкорегиональных совещаний по тому или иному кругу вопросов. Деятельность таких комиссий разделяется поэтапно: на подготовку к созыву совещания, проведение его, сосредоточение в руках комиссии научных итогов совещания и забота об их опубликовании, завершающем соответствующий рабочий цикл. В этих случаях периоды не только активной по существу, но и хорошо видимой работы чередуются с продолжительными периодами как бы «затишья», в течение которых ведется кропотливая, но внешне малозаметная работа оргкомитетов, редколлегий и т. п. Примером комиссии такого рода могут служить Комиссия по изучению высокогорий, Комиссия по истории флоры и растительности и некоторые другие.

В практике части секций и комиссий обе формы работы сочетаются в разных соотношениях: проводимые более или менее периодически очередные собрания чередуются с созывом более широких совещаний или тематических сессий, к которым приурочивается более интенсивная работа. Так, например, Секция физиологии и биохимии совместно с Секцией морфологии и анатомии и др. ежегодно проводит сессии памяти Л. А. Иванова, а в другое время ограничивается проведением менее многолюдных и более узких по тематике очередных собраний.

Мы не отдаем предпочтения какому-либо одному из существующих в нашей практике способов ведения работы. И проведение регулярных очередных собраний, и разделенных значительными промежутками времени всесоюзных (или региональных) совещаний оправданы теми условиями, в которых ведется работа определенного содержания. И то, что обе крайние формы организации нашей научно-

совещательной работы, как и сочетание их, должны и впредь применяться различными организационными звеньями нашего Общества, сомнений не вызывает.

Но, и это хотелось подчеркнуть, стремление к ритмичности работы должно пронизывать деятельность всех наших организационных ячеек. Это относится и к практике проведения очередных научных собраний, когда созыв их через определенные промежутки времени обеспечивает регулярность контактов между членами соответствующей секции — часто близких товарищей по специальности, но сотрудников разных учреждений, не встречающихся в служебной обстановке. Созыв больших, однотипных по своей тематике совещаний (типа получивших широкую известность «высокогорных совещаний») через примерно одинаковые сроки способствует в конечном счете тому же, обеспечивая возможность личного общения в области определенных научных интересов ботаникам разных научных центров.

Посмотрим, однако, сколь успешно осуществляется повседневная работа наших основных подразделений. Мы будем опираться при этом на данные о деятельности наших секций и комиссий за первые четыре месяца 1970 года. Этот срок достаточно показателен, как охватывающий значительный отрезок так называемого академического года, к которому приурочиваются все наши обычные совещательные работы.

Примером сочетания работы, хорошей и по своей интенсивности и по ритмичности, может служить Микологическая секция (предс. М. К. Хохряков). Она провела за рассматриваемый период 5 заседаний, на которых было заслушано 7 докладов. Интервал между отдельными собраниями — от 2 до 4 недель. Сходен объем работы, выполненной Секцией лесоведения и дендрологии (предс. А. А. Корчагин), проведшей также 5 заседаний, Альгологической секции (предс. М. М. Голлербах) — 4 заседания, Стационарной комиссии (предс. В. М. Свешникова) — 6 заседаний. 6 заседаний с 8 докладами провела Секция флоры и растительности (предс. И. Т. Васильченко), в работе которой видное место заняли выступления приезжих докладчиков. Секция морфологии и анатомии (предс. М. С. Яковлев) провела 6 заседаний и заслушала на них 9 докладов.

Заслуживает одобрения, наряду с уже названными, деятельность Секции культурных растений (предс. П. М. Жуковский), Комиссии болотоведения (предс. А. А. Ниценко), Комиссии по биологическому разрушению материалов (предс. В. Я. Частухин), Комиссии по математической геоботанике (предс. В. И. Василевич), Научно-педагогической комиссии (предс. Ф. Х. Бахтеев), Секции физиологии и биохимии (предс. И. Н. Коновалов).

Просматривая тематику читавшихся на заседаниях упомянутых секций и комиссий докладов, мы убеждаемся в серьезности подхода их руководителей (председателей, ученых секретарей, членов бюро) к планированию работы и осуществлению запланированного на практике. И если наши помесячные повестки, дающие информацию о предстоящей деятельности всех подразделений Общества на короткий срок, производят на многих впечатление большой пестроты, кажутся продуктом механического объединения разнохарактерных заявок, то, окидывая взглядом данные о деятельности каждой секции или комиссии за четырехмесячный срок, мы видим в них отражение серьезной планово-организационной работы.

Есть у нас звенья, работавшие за рассматриваемый период слабее других. Таковы, например, Палинологическая комиссия (предс. Л. А. Куприянова), Комиссия по патологическим новообразованиям (предс. Э. И. Слепян). Собрания этих комиссий созываются от случая к случаю, плана работы, видимо, не существует.

Часть наших подразделений почти или совсем не работает. Так, Палеоботаническая секция провела в феврале одно заседание, заслушав на нем сообщение палеоботаника, приехавшего из Польши. Сам по себе факт организации его выступления — положительный, но неужели у советских палеоботаников нет своего материала достойного постановки на коллегиальное обсуждение?! Не ведет работы Терминологическая комиссия. На протяжении уже трех лет не проявляет признаков жизни имеющая очень ответственные задачи Комиссия по просмотру учебников для высшей школы, ее бездействие — один из досаднейших срывов в нашей работе.

Несколько слов о работе комиссий, специфика которых определяет неравномерный ход ее. Комиссия по охране ботанических объектов (предс. А. М. Семенова-Тян-Шанская) занята в настоящее время подготовкой сборника работ по ее тематике, в связи с чем проделана значительная организационная работа. Комиссия готовится к проведению региональных совещаний по охране ботанических объектов. Комисссия по истории флоры и растительности (уч. секретарь Б. А. Юрцев) завершила важный этап своей работы (совместной с Географическим обществом) изданием большого сборника трудов по кайнозойской истории Полярного бассейна и его побережий. В настоящее время внимание ее сосредоточено на подготовке трудов симпозиума по вопросам развития флор и растительности горных областей севера Азии, проведенного

весной 1969 г. в Иркутске. Подготовляются также материалы по истории флоры западного сектора советской Арктики и Субарктики. Комиссия по изучению высокогорий (уч. секретарь Л. И. Иванина) занята в основном подготовкой к пятому всесоюзному совещанию по вопросам изучения флоры и растительности высокогорий, намеченному к проведению в начале лета 1971 г. в Баку. В Оргкомитет поступило около 100 заявок на выступления с докладами, подкрепленных предназначенными для опубликования тезисами. Эти материалы проходят редактирование и должны быть опубликованы к открытию совещания. Азербайджанская часть Оргкомитета разработала проект ботанических экскурсий, связанных с предстоящим совещанием.

Если деятельность трех названных выше комиссий в целом заслуживает одобрения, то печальным моментом в деятельности нашего Общества является положение с работами по филогенетической проблематике. Организованная в свое время при Обществе Комиссия по филогении растений, под руководством покойного М. М. Ильина, развернула весьма плодотворную работу, сосредоточив внимание главным образом на некоторых спорных вопросах филогении растительного мира. Затем работа комиссии (после ряда плодотворных сессий) начала затухать и, наконец, прекратилась совершенно. Впрочем, обсуждение вопросов, которыми она занималась, было наново организовано ботаниками Московского общества испытателей природы и дело в целом не заглохло. С учетом фактического положения вещей нам, очевидно, и придется решать вопрос об организации работ в данной области.

Какие более общие выводы можно наметить в связи с рассмотрением деятельности наших секций и комиссий? В отношении объема работ и тематики большинства их можно высказать удовлетворение, отметив актуальность тематики, интересность ставящихся на обсуждение вопросов для объединяемых соответствующими ячейками специалистов. В определенных случаях, особенно при периодическом проведении широких проблемных совещаний, Ботаническое общество фактически осуществляет функции координирующего научного центра. Решения, принимаемые совещаниями, значительно дополняют ту работу, которая проводится междуведомственными координационными советами и комиссиями. Это вполне соответствует установке высших руководящих организаций на усиление общественных начал в организации и взаимоувязке научно-исследовательских работ, независимо от ведомственных форм их организации.

Что следует сделать в отношении подъема активности и усовершенствования организационных форм работы на тех участках, которые сейчас находятся в положении отстающих? Какова должна быть судьба звеньев, в своем теперешнем состоянии кажущихся нежизненными?

Наиболее просто обстоит дело, как нам кажется, в случае с Комиссией по филогении. Московское общество испытателей природы по собственной инициативе организовало работу, по духу своему и содержанию близкую к проводившейся раньше у нас. Как у нас дело не ограничивалось объединением ботаников-ленинградцев, так и в Москве созываемые совещания носят общесоюзный характер. Они проводятся успешно, и это мы можем только приветствовать. Но было ли бы разумно в этих условиях воскрешать нашу Филогенетическую комиссию? Думается, что нет. Правильнее рекомендовать членам Ботанического общества, заинтересованным филогенетической тематикой, включаться в работу, ныне организуемую под флагом МОИП, способствуя своим участием ее успеху. В структуре ВБО Филогенетическую комиссию, как фактически прекратившую свою деятельность, числить не следует.

Сложен вопрос с Палеоботанической секцией, тем более, что и в рамках другого родственного общества — Палеонтологического — положение его Палеоботанической секции в последние годы было также неудовлетворительным. Некоторый толчок к оживлению деятельности палеоботаников в рамках ВПО был дан совещаниями, созванными во время последней сессии ВПО в конце января 1969 г. Вероятно, надо организационно сблизиться нашей Палеоботанической секции с параллельной ячейкой Всесоюзного палеонтологического общества, чтобы общими усилиями наладить регулярную научно-совещательную работу в области палеоботаники.

Президиуму ВБО надо специально заняться положением Комиссии по просмотру учебников для высшей школы. Мириться с ее бездеятельностью мы не должны. Трудно представить себе и то, что в нашей среде не найдется людей, готовых энергично поработать в данной области, о значении которой не приходится много говорить.

Некоторые организационные соображения напрашиваются и в связи с работой наших звеньев, оцениваемой в целом положительно. Для современного этапа развития многих наук вообще характерно преобладание «центробежных» тенденций, специализация, нередко сопровождаемая известным сужением сферы интересов ученых. Думается, что признавая естественность этих тенденций, мы должны вместе с тем противопоставить им сознательные интеграционные усилия. В рамках научных обществ, организуемых ими совещаний, симпозиумов может быть легче, чем иными путями, поддерживать взаимосвязи специалистов различного профиля.

проводить принцип кооперирования при проведении разнохарактерных по своему специальному содержанию исследований. Некоторые наши комиссии добились определенных успехов в этой области. Но иногда мы, как кажется, упускаем из виду имеющиеся возможности укрепления связей между специалистами разного профиля. Вот, например, вопрос о внедрении в практику ботанических исследований математических методов. У нас есть даже Комиссия по математической геоботанике. И работает она активно. Но, не тесноваты ли для нее рамки геоботаники? Не пора ли поставить более широко вопросы «математизации» в области ботанических исследований? Думается, что мы иногда недоиспользуем и такую возможную форму организации работ, как проведение объединенных заседаний различных секций Общества. Над этими вопросами надо основательно подумать.

Говоря о любых вопросах организации работ, мы неизбежно сталкиваемся с персональной стороной дела. Не подлежит сомнению, что успех всякого дела может быть обеспечен только людьми, *умеющими* организовать работу и (для общественной работы это особенно важно!) *желающими* отдавать ей свои силы. Задачей Президиума Общества является прежде всего помощь секциям и комиссиям в выборе руководителей, авторитет и уменье которых могут обеспечить дружную работу выдвигающего их коллектива. Роль председателя секции или комиссии в этом плане всегда значительна. Но, да простят меня мои коллеги, — председатели — во всяком случае неменьшее значение имеет удачный выбор ученого секретаря, как лица ведущего повседневную организационную работу и поддерживающего регулярную связь с активом секции. Содружество председателя и секретаря — очень важное условие успеха работы. Но хорошо, если кроме этих ведущих организаторов, секция имеет небольшое бюро (человек из пяти), члены которого могут усиливать организационную работу в периоды повышенной напряженности, или заменять основных работников в тех или иных ситуациях (болезнь, длительный отъезд).

Мероприятия по укреплению положения секций и комиссий должны, по возможности, исходить от них самих, при консультативной помощи Президиума в случаях, когда это необходимо. И только в исключительных случаях речь может быть о мероприятиях, «навязываемых сверху» той или иной нашей ячейке. Если та или иная комиссия или секция доказала свою нежизнеспособность, лучше признать этот факт, не заставляя кого-либо «вытягивать» то, что неспособно жить и работать. А профилактическое значение в этой связи должна иметь сдержанность при принятии решении об организации новых секций или комиссий. Заметим, однако, что поводов для разочарований у нас все же немного. Наши секции и комиссии в целом — жизнеспособные научно-общественные организации, приносящие ощутимую пользу делу развития советской ботаники и ее практических приложений. И мы имеем все основания благодарить секции и комиссии ВБО за их работу и пожелать им дальнейших успехов.

А. И. Толмачев.

Ленинград.

(Получено 7 VIII 1970).

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами. Статьи, присланные без соблюдения этих правил, к рассмотрению Редакцией приниматься не будут.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны обязательно иметь направление от соответствующих учреждений.

2. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы. Кроме того, печатаются статьи обзорного характера, рецензии, хроникальные статьи и др. Изложение методики исследований, исторических обзоров по данному вопросу и других материалов не оригинального характера должно быть максимально сжато.

3. В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа, а также фамилия заведующего лабораторией, представляющего статью. Исключение из этого правила делается только для статей, представленных органами Всесоюзного ботанического общества. Для статей аспирантов или соискателей необходимо представление также отзыва заведующего лабораторией или научного руководителя.

4. В Ботаническом журнале публикуются только статьи, соответствующие его профилю.

5. Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь. Редакция будет оказывать предпочтение статьям, рекомендуемым общим собранием ВБО, отделениями, секциями и комиссиями ВБО, содержание которых было заслушано на заседаниях перечисленных органов ВБО.

6. Статьи должны быть изложены предельно кратко, но достаточно ясно, технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 20 стр. на машинке, а объем сообщений — 10 стр. на машинке; в этот объем входят литература и рисунки.

7. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), четко напечатанные через два интервала, на одной стороне листа стандартного формата (210×297.5 мм) с чистыми полями слева от текста 2.5 см, справа 1 см, сверху 2 см, снизу 2.5 см, на плотной белой писчей бумаге, не пропускающей чернил и поддающейся резинке.

При перепечатке на пишущей машинке следует:

а) на машинке ничего не подбивать черточками или точками; в таблицах линейки проводятся простым карандашом, выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше;

б) открывающие кавычки ставить на нижней линии, закрывающие — на верхней;

в) римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и Ш»;

г) обозначения сносок делать цифрами без скобок (не звездочками) и ставить их после знаков препинания;

д) в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию;

е) если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

ж) основными скобками ставить круглые, квадратные же скобки применять как подчиненные (внутри текста, идущего в круглых скобках);

з) применять твердый знак, а не апостроф.

8. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке, в виде исключения допускается написание от руки библиотечным почерком темными чернилами или тушью.

9. Во избежание ошибок следует обращать особое внимание на изображение индексов (на нижней линии) и показателей степеней (на верхней линии), делать ясное различие между буквами, сходными по написанию (в рукописном Г и Т, n и h, a и u, с и е, е и l и т. п.), отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: — прописная буква, — строчная буква, 0 — ноль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов; греческие слова и буквы, четко вписанные библиотечным почерком, должны быть окружены красным карандашом, готические слова и буквы окружаются синим карандашом.

10. В тексте допускаются только общепринятые, стандартные сокращения (слова «например», «таким образом», «так как», «должно быть» в журнале не со-

кращаются; не менее часто встречающиеся «над уровнем моря», «то есть» должны быть сокращены: «над ур. м.», «т. е.»). Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам (в случае, если это название повторяется в дальнейшем тексте), во всех последующих, повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. п.

11. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «...указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «...как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ: «...указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «...как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Перенумеровывание работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

12. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература» (а не «Цитированная литература»), его назначение — облегчить читателю разыскивание приведенных литературных источников в книгохранилищах. В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; пример: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводится несколько работ одного и того же автора, то фамилия и инициалы каждый раз повторяются, а не заменяются кавычками, тире или словами «Он же»; 4) после фамилии перед инициалами запятая не ставится; 5) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке без отбивки года: например, (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Произведения русских авторов, опубликованные на иностранных языках, включаются в русский алфавит, причем перед иностранным написанием фамилии автора приводятся в круглых скобках фамилия и инициалы этого автора в русском написании; пример: (Максимович К. И.) Maximovicz C. I. (1859). Primitae florae amurensis...

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся вначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилия и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные не опубликованные работы приводятся в списке с непременным указанием места хранения рукописи и обозначением в скобках «диссертация».

В список литературы могут быть включены отдельные источники, не упомянутые в тексте, в целях дополнительной ориентации читателя в литературе вопроса. Список должен быть подписан автором.

13. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится сбоку, с правой стороны над заголовками таблицы (например: Таблица 2). В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2). Текст таблиц должен быть напечатан без сокращения слов через 2 переката на машинке; содержание таблиц не должно дублировать текст.

Таблицы должны быть составлены так, чтобы они были легко читаемы. Необходима самая тщательная проверка всех цифр и подсчетов, даваемых в таблицах и в тексте (итоги, проценты и т. п.). Таблицы должны быть возможно компактными, не превышать в наборе размера печатной страницы. Нумерация граф дается только в случае необходимости, — если есть ссылки в тексте на номера граф (первой графой нумеруется крайняя левая, т. е. боковик таблицы, а не первая графа цифр).

14. Иллюстрации должны представлять собою вполне доступные для обработки в издательстве схемы, рисунки и фотоснимки. Схемы и чертежи желательно представлять в туши на кальке. Фотоснимки (для тоновых клише) как чернотоновые, так и цветные представляются в двух экземплярах. Репродукции цинкографических оттисков не принимаются.

Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза.

Иллюстрации вкладываются в отдельный конверт, приклеивание их к тексту недопустимо. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны

простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Карты включаются в общую нумерацию рисунков, нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2, в круглых скобках или в общем контексте) на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть, по возможности, разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и др. карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

В тексте ссылки на условные обозначения рисунков выделяются курсивом, например: «показано нами на кривой (рис. 2, *4*)» или (рис. 3, *б*). Обозначения уменьшения или увеличения рисунков или их деталей даются в конце основной подписи к рисунку (т. е. после заголовка) до расшифровки условных обозначений, например: Увел. 15. или Уменьш. 2. В подписях к полевым фотографиям надо указывать географическое положение (пункт), дату и автора снимка; авторство рисунков и фотографий указывается только в случае заимствований, когда они выплонены не автором статьи.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке с отдельного листа, с соблюдением упомянутых выше условий (§§ 3—6), и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы. Второй экземпляр подписей вкладывается в конверт с рисунками.

15. Некрологи и юбилейные статьи (персоналии) должны включать списки опубликованных работ, сгруппированных по годам, а в пределах каждого года по алфавиту. Списки должны содержать основные библиографические данные: полное название статьи или книги, сокращенное название журнала, номера, тома и выпуска, страницы, а для непериодических изданий издательство и место издания. Если список работ уже был напечатан ранее, в подстрочном примечании следует указать, где и когда он опубликован, а статью сопроводить дополнительным списком работ, напечатанных после публикации основного списка. К статье должен быть приложен портрет в 2—3-х экземплярах, безупречного качества, на белой глянцевой бумаге с накатом, без сетки.

16. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати краткое резюме, информирующее о содержании работы. В резюме должны быть указаны фамилия автора и название статьи. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский (или немецкий, французский) язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается аннотация, помещенная после заглавия. Размер аннотации определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки. Непринятые рукописи возвращаются только по требованию авторов.

Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья («Ботанический журнал»). В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий и указано число рисунков). Размер реферата определяется объемом и характером статьи, но не должен превышать 2-х стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в 2-х экз.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

18. При рукописи должны быть указаны точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, указана его специальность, звание. Если статья содержит впервые публикуемые данные исследований, то к рукописи должен быть приложен акт экспертизы и разрешение на опубликование от дирекции или учреждения, в котором работа была выполнена. Сокращения по первым буквам допускаются только для широко известных учреждений (БИН АН СССР, ВИР, ЛГУ, МОИП).

19. Редакция высылает автору бесплатно 20 авторских оттисков статьи. Гонораром оплачиваются только работы, опубликованные в разделах «Критика и библиография», «Хроника» и «Персоналии».

20. Редакция просит авторов строго соблюдать требования, предъявляемые к рукописи. Необходимость своевременного выпуска журналов в свет при высоких требованиях, предъявляемых к рукописям, поступающим в полиграфическое производство, исключает возможность рассмотрения и публикации работ, не удовлетворяющих необходимым условиям.

Редакция Ботанического журнала будет благодарна всем лицам, присылающим письма с критическими замечаниями о статьях, публикуемых на страницах нашего журнала.

Редакция

Vol. LVI *No. 4*

April 1971

BOTANICAL JOURNAL

Published by the Botanical Society of the U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

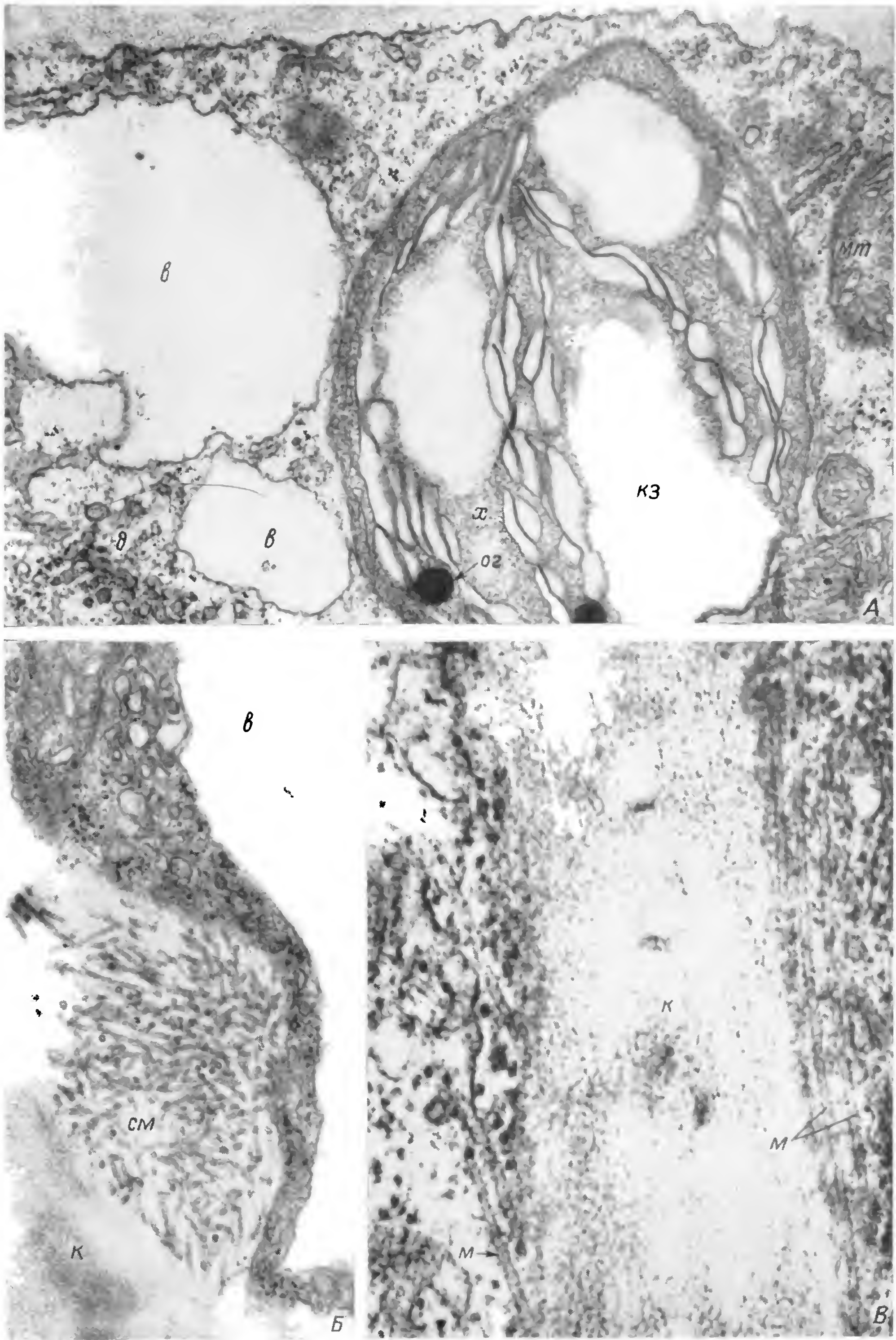


Таблица I

Фрагменты замыкающих клеток закрытого (*А*, увел. 37 000) и открытого (*Б*, увел. 45 000) устьиц *Solanum tuberosum* и фрагмент замыкающей клетки закрытого устьица *Phaseolus* sp. (*В*, увел. 70 000).

Обозначения табл. I—VI: *бв* — белковое включение, *в* — вакуоль, *д* — диктиосома, *к* — клеточная оболочка, *кз* — крахмальное зерно, *лк* — липидная капля, *м* — микротрубочка, *мт* — митохондрия, *ог* — осмиофильная глобула, *п* — пузырек вакуоли, *пр* — периферический ретикулум, *см* — структуры, подобные микротрубочкам, *т* — тонопласт, *тхм* — трубочки хлоропластов, подобные микротрубочкам, *х* — хлоропласт, *эра* — эндоплазматический ретикулум агранулярный, *эрг* — эндоплазматический ретикулум гранулярный, *я* — ядро.

К стр. 487

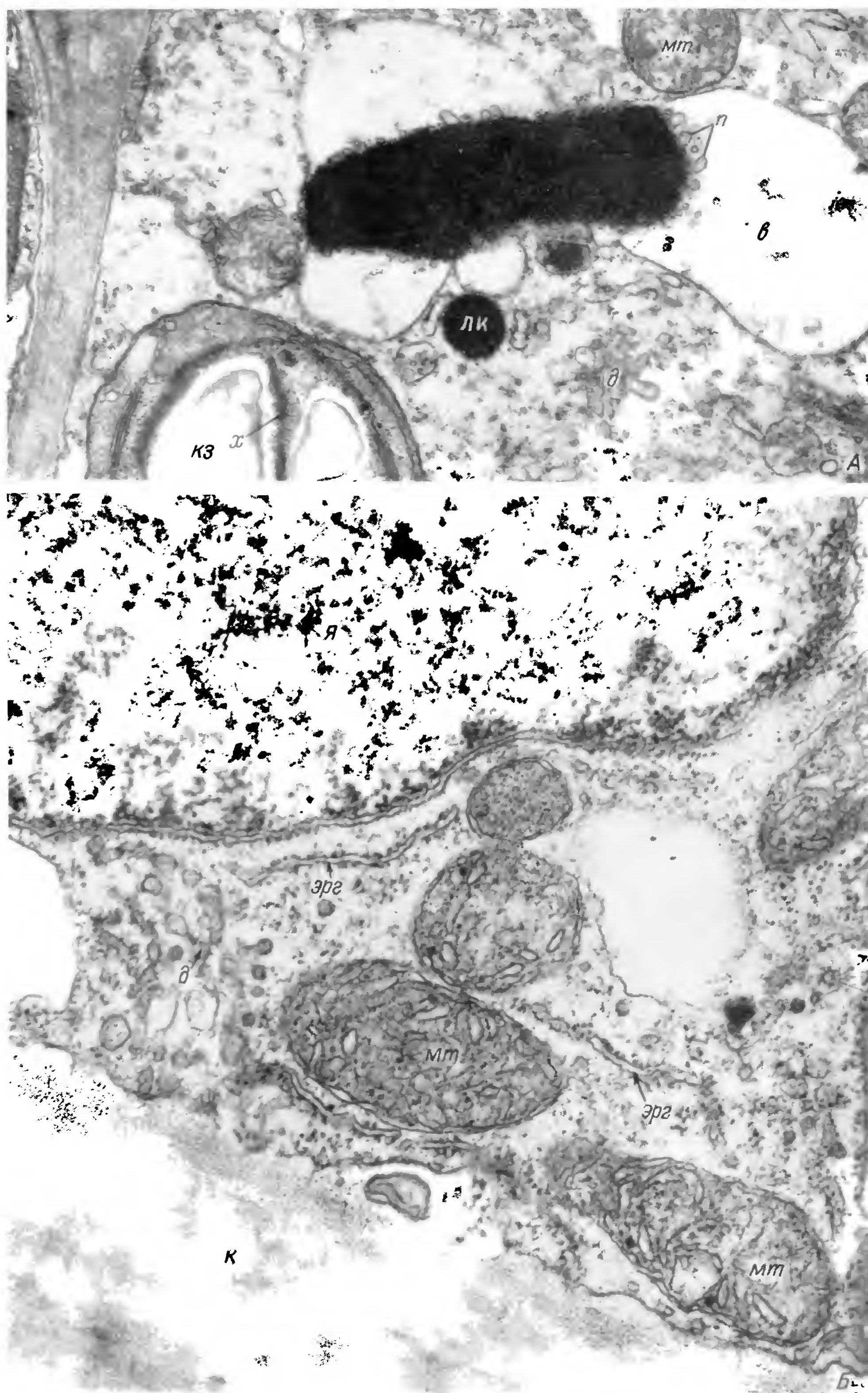


Таблица II

Фрагменты замыкающих клеток закрытых устьиц *Verbascum thapsus* (*А*, увел. 30 000) и *Solanum tuberosum* (*Б*, увел. 45 000).

К стр. 488

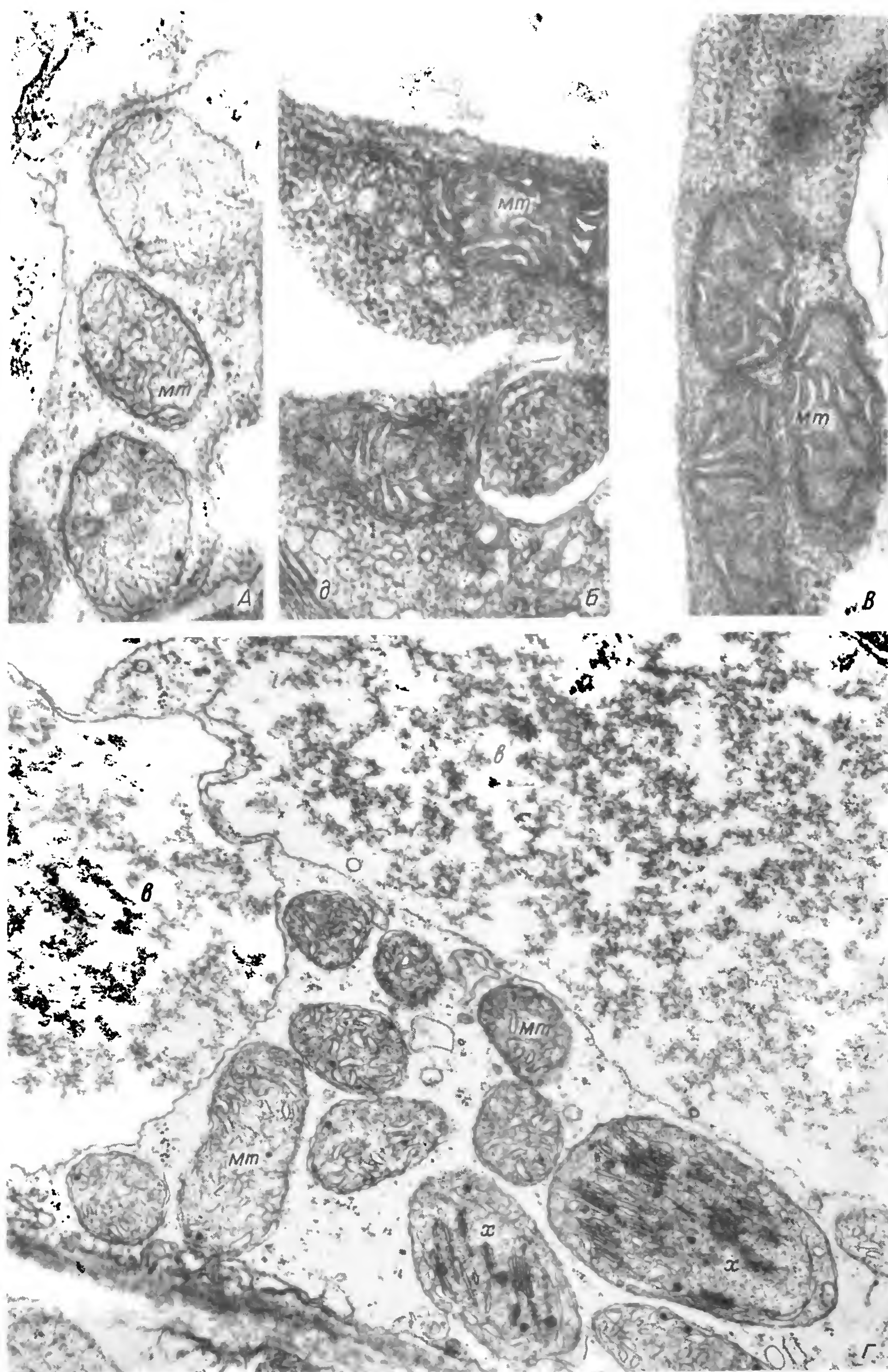


Таблица III

Фрагменты замыкающих клеток закрытого (*А*, увел. 40 000) и открытого (*Б* и *В*, увел. 40 000) устьиц *Verbascum thapsus* и фрагмент замыкающей клетки закрытого устьица *Allium cepa* (*Г*, увел. 30 000).

К стр. 488

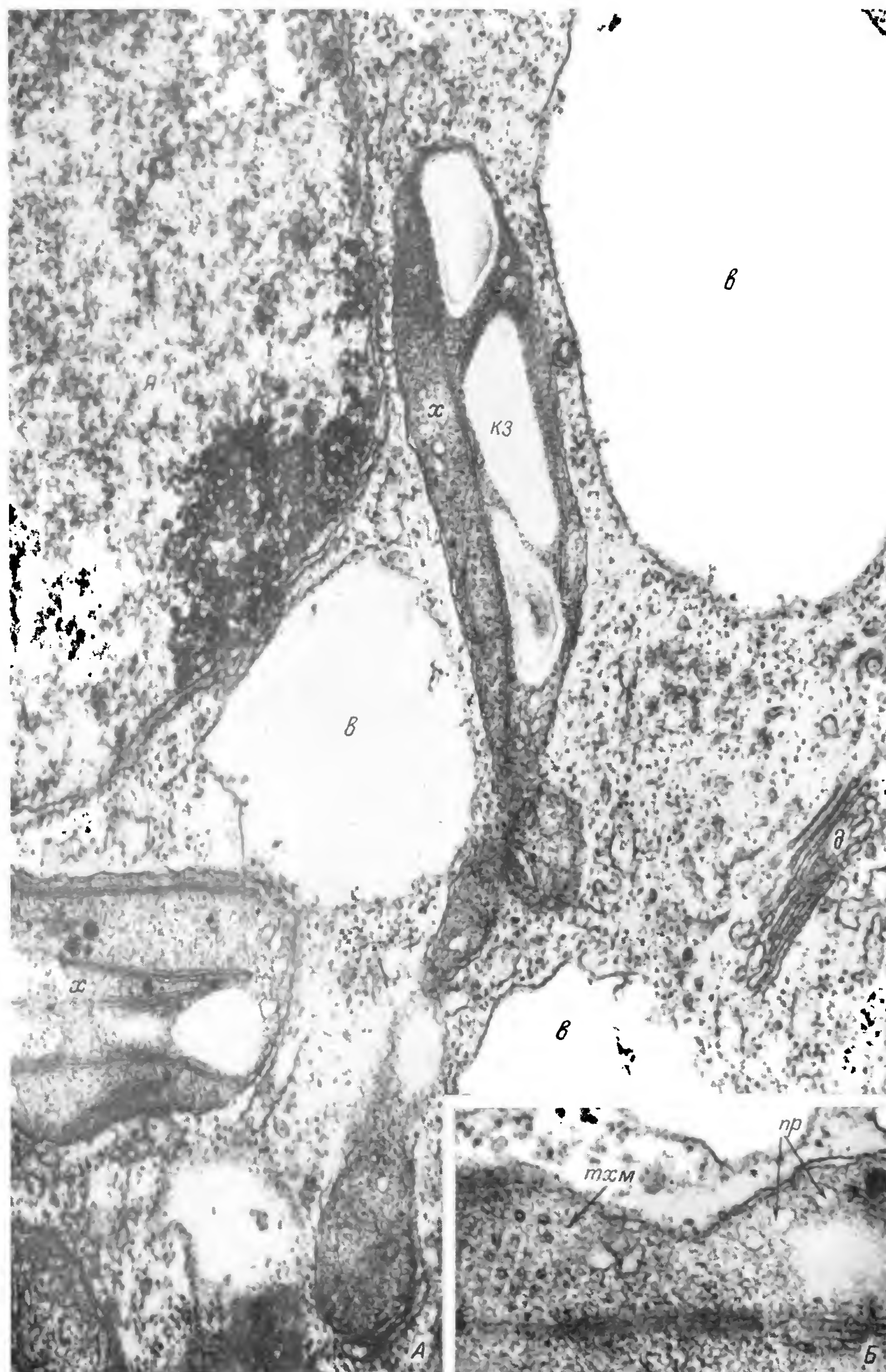


Таблица IV

Фрагменты замыкающих клеток закрытых устьиц *Phaseolus* sp. (*А*, увел. 30 000, *Б*, увел. 56 000).

К стр. 488

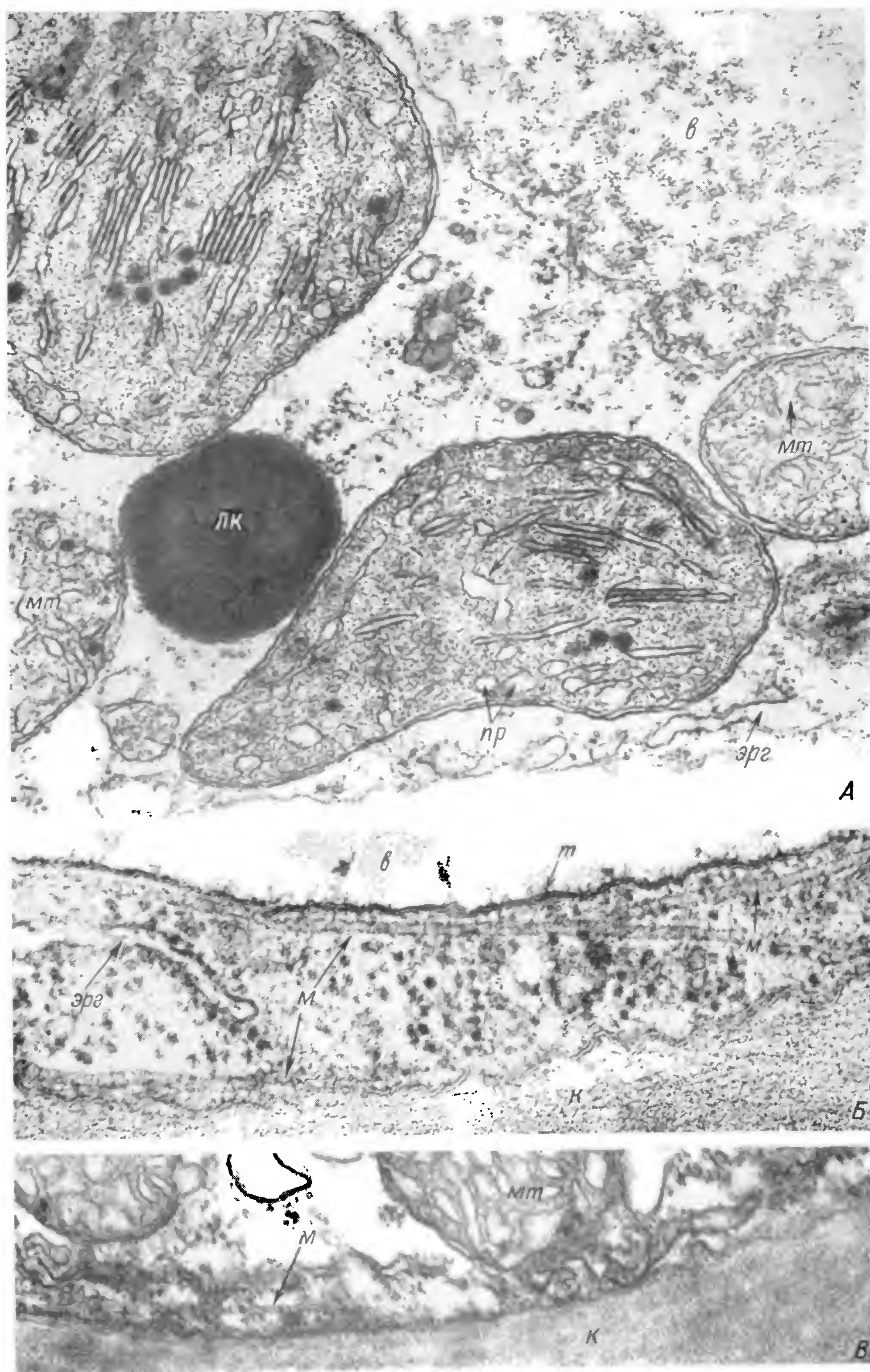


Таблица V

Фрагменты замыкающих клеток закрытых устьиц *Allium cepa* (*А*, увел. 40 000, *В*, увел. 50 000) и фрагмент замыкающей клетки закрытого устьица *Phaseolus* sp. (*Б*, увел. 80 000).



Таблица VI

Фрагменты замыкающих клеток закрытых устьиц *Kalanchoe daigremontiana* (*А*, увел. 40 000, *Б*, увел. 30 000).

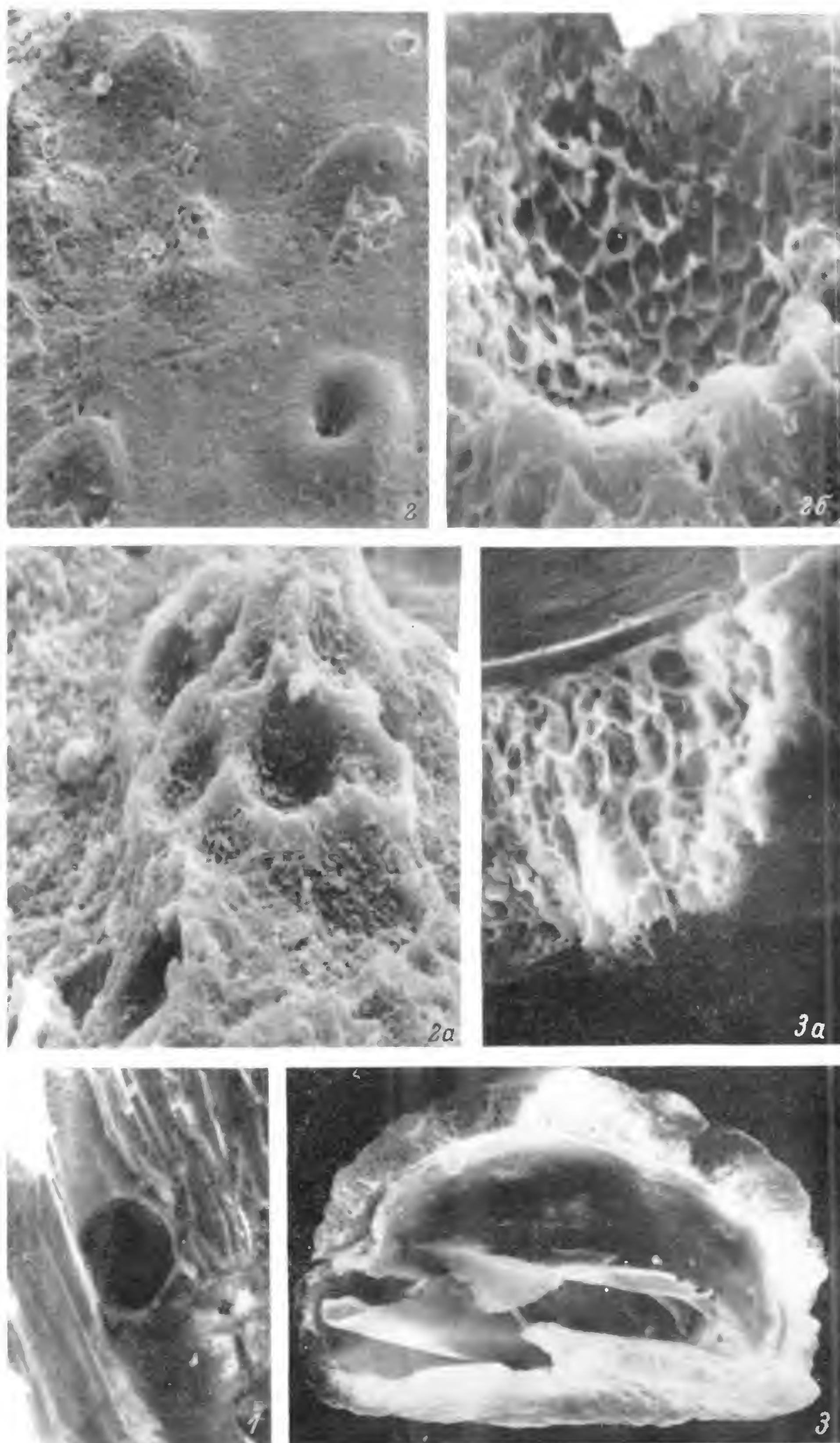


Таблица I

1 — лигнитизированная древесина цветкового растения, на поверхности разлома виден точечный сосуд с простой перфорацией, миоцен, Зап. Сибирь, р. Тым, увел. 200; *2—2б* — *Orestovia devonica* Ergolsk., верхний девон, Зап. Сибирь, Кузбасс: *2* — участок поверхности слоевища, увел. 100, *2а* — проблематичная ситовидная структура на поверхности того же фрагмента, увел. 1000, *2б* — ситовидная оболочка центральной ячейки той же структуры, увел. 3000; *3—3а* — *Salvinia natans* (L.) All., Микулинские межледниковые отложения, Смоленская обл.: *3* — мегаспора в поперечном сечении, увел. 150, *3а* — фрагмент поперечного среза оболочки той же мегаспоры, видны мощная губчатая перина и подстилающая ее экзина, увел. 700.

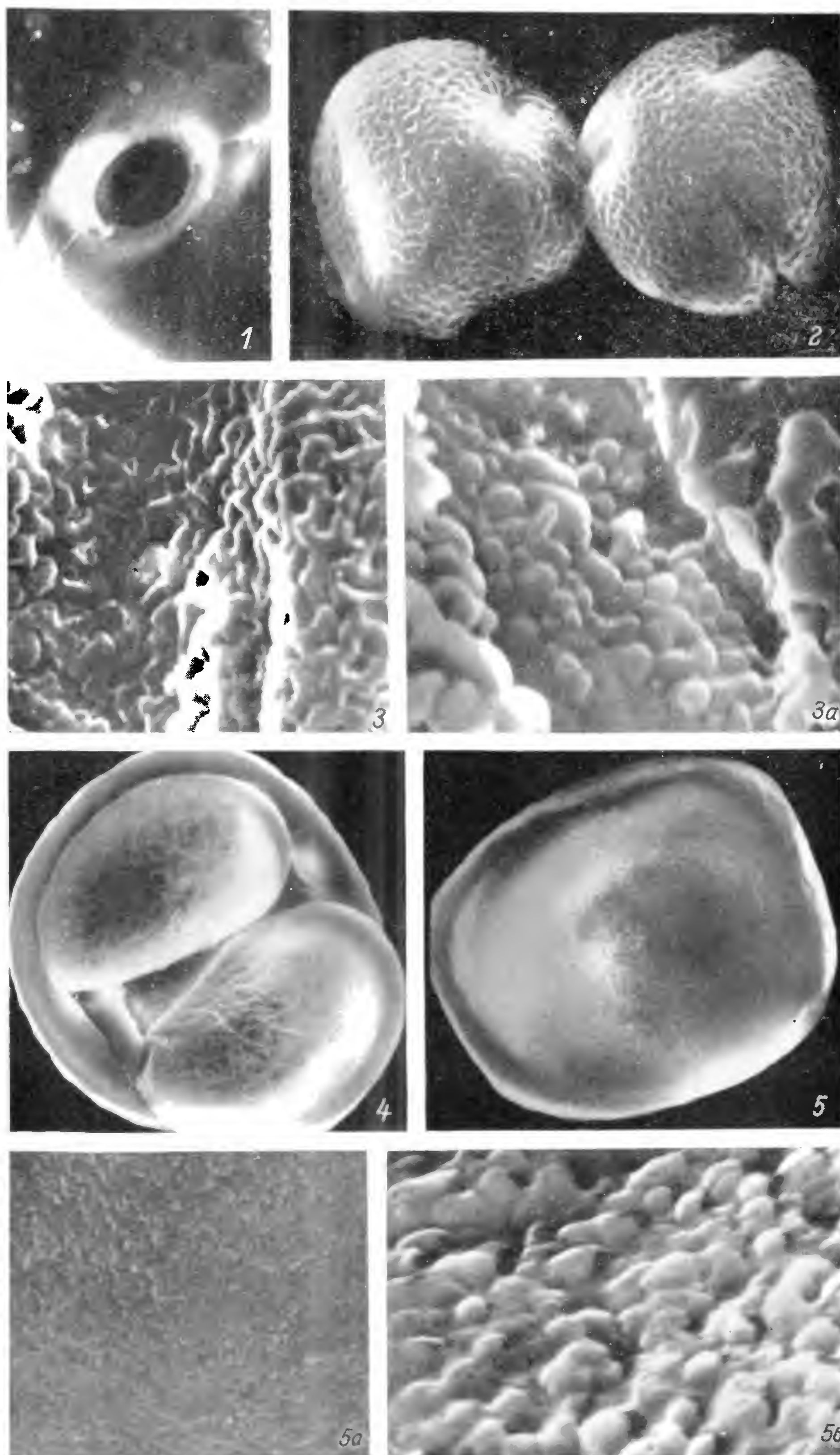


Таблица II

1 — *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng, округлая окаймленная пора на стенке точечной трахеиды, КНР, пров. Личуань, увел. 1000; *2*—*3а* — *Nelumbo nucifera* Gaertn., сухая пыльца: *2* — пыльцевые зерна с тремя меридиональными бороздами, КНР, пров. Юннань, увел. 700, *3* — участок поверхностной скульптуры пыльцевого зерна, Сев. Иран, увел. 2000, *3а* — бугорчатая скульптура поверхности борозды того же пыльцевого зерна, увел. 7000; *4*—*5б* — *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, Грузинская ССР, сухая пыльца: *4* — вид пыльцевого зерна с дистального полюса, со слабо выраженной на поверхности воздушных мешков сетчатой структурой, увел. 700, *5* — вид пыльцевого зерна с проксимальной стороны, увел. 700, *5а*, *5б* — участок поверхностной скульптуры щита того же пыльцевого зерна, увел. *5а*—1500, *5б* — 4500.

Адрес редакции Ботанического журнала:
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1,
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *Г. Н. Атлас* и *Э. Н. Липпа*

;ано в набор 11/I 1971 г. Подписано к печати 2/IV 1971 г. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
:ч. л. $7^1/_2+4$ вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 11.20 усл. печ. л. Бум. л. 4. Уч.-изд. л. 13.28. Тип. зак. 17.
М-27121. Тираж 2584.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056